

Studien
zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte
einiger endolithischen pyrenocarpen Flechten

Inaugural-Dissertation

zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ludwig-Maximilian-Universität
zu München

vorgelegt
von
Hans Walter Doppelbaur
aus
Augsburg

Juli 1958

1. Berichterstatter: Prof. Dr. O. RENNER

2. Berichterstatter: Prof. Dr. K. MÄGDEFRAU

Tag der mündlichen Prüfung: 26. November 1958

Sonderdruck aus

Planta, Band 53, Heft 3, S. 246—292 (1959)

Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

STUDIEN ZUR ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
EINIGER ENDOLITHISCHEN PYRENOCARPEN FLECHTEN *

Von

HANS WALTER DOPPELBAUR

Mit 19 Textabbildungen

(Eingegangen am 2. Februar 1959)



* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

A. Einleitung

Die Umgrenzung einer Art stellt den Systematiker in manchen Fällen schon bei Blütenpflanzen vor eine kaum zu lösende Aufgabe. Wieviel größer sind die Schwierigkeiten bei den komplexen Flechten, wo auch Kulturversuche keine Klärung erwarten lassen.

Die vorliegende Arbeit unternimmt es, die anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen der Taxonomie einer als besonders schwierig geltenden Flechtengruppe zu untersuchen.

Nach Möglichkeit wurde die übliche Terminologie verwendet, wie sie z.B. bei BAUR (1898 und 1901), FÜNFSTÜCK (1926), FREY (1936), MAAS GEESTERANUS (1947), SANTESSON (1952) und SERVET (1954) erläutert ist. Seltener gebrauchte und zwei neu eingeführte Begriffe sind dort charakterisiert, wo sie gebraucht werden.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. OTTO RENNER, für sein stetes Interesse und seine Förderung nicht nur auf dem Sektor dieser Arbeit von Herzen zu danken.

Weiterhin bin ich den Lichenologen Herrn OSCAR KLEMENT (Hannover), Dr. JOSEF POELT (München) und ADOLF SCHRÖPPEL (Pfronten) für Überlassung von Literatur, für Diskussionen und für Hilfe auf Exkursionen und bei Bestimmungen sehr verpflichtet.

Der Arbeit liegen große Schnittserien zugrunde. Der Bedarf an Chemikalien und Gerät (allein knapp 25 kg Objektträger) konnte nur durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft gedeckt werden, wofür besonders gedankt sei.

B. Problemstellung

I. Methodik

Beim Studium der Literatur über die Anatomie der Flechten fällt auf, daß die Untersuchungen häufig nur an einzelnen Proben, Schnitten oder Dünnschliffen durchgeführt wurden. Mitunter mögen dabei zufällige oder krankhafte Bildungen für normale Teile gehalten worden sein.

Die Notwendigkeit von Serienschnitten wurde mit aller Deutlichkeit bereits von BAUR (1901) herausgestellt, doch fanden seine Untersuchungsmethoden wenig Nachahmer, vor allem nicht für Gesteinsflechten. BACHMANN (1904 und 1907) hat an Silikatflechten durch

schichtweises Abblättern von Glimmerkristallen den räumlichen Bau zu erhellen gesucht; bei Kalkflechten wandte er die Dünnschlifftechnik an und beschrieb das eine jeweils erhaltene Präparat mit minutiöser Genauigkeit.

Um innerhalb der beschriebenen Bildungen zwischen typischen und abnormen Erscheinungen unterscheiden zu können, ist die Untersuchung möglichst großer Schnittreihen erforderlich. Für diese Studie wurden daher etwa 50000 Schnitte angefertigt und ausgewertet.

II. Entwicklungsgeschichte

Über die Entwicklung der *Pyrenocarpeae* findet sich in der Literatur wenig, über die der Endolithen noch weniger. Dabei kann die Entwicklungsgeschichte zur Deutung vieler anatomischer Details herangezogen werden; überdies vermag sie viele systematische und phylogenetische Hinweise zu liefern.

Zweck dieser Studie ist deshalb die Beurteilung des Wertes anatomischer Details für die Taxonomie. Eine phylogenetische Auswertung setzt allerdings noch weitere Untersuchungen an geeignetem Material voraus.

III. Variabilität

Die Abgrenzung der Arten ist gerade bei unseren Objekten schwierig, weil über die Variabilität wenig bekannt ist. Vielleicht sind manche nur in einer Probe bekannten Arten auf monströse Bildungen zurückzuführen, vielleicht führen alters- oder substratbedingte Modifikationen verschiedene Artnamen. Zweck dieser Untersuchung ist es, die Variationsbreite zu erkennen und die Einflüsse von Alter und Substrat zu unterscheiden, natürlich unter besonderer Berücksichtigung der taxonomisch wichtigen Elemente. Dabei sollte innerhalb der endocalcinen Flechten eine möglichst große Verschiedenheit sowohl im Substrat, wie auch im Mikroklima des Standorts Berücksichtigung finden. Daher wurden außer einer großen Reihe einheimischer mesophiler Arten auch Wüstenflechten, Flechten überschwemmter Flußufer, verschiedener Meeresküsten und Berggipfel herangezogen. Alles Material ist von mir selbst gesammelt und frisch fixiert worden.

IV. Einschränkung

Wegen der Fülle der Erscheinungen ist eine Beschränkung auf Teilgebiete erforderlich.

Um Täuschungen zu vermeiden, wurde, mit einer Ausnahme, nur jeweils ein Thallus für die Untersuchung von Variation und Entwicklung herangezogen. Damit entfällt zwangsläufig der Einwand, es seien verschiedene Species vermennt worden. Die angetroffene Variation ist also nicht allein gesichert, sondern stellt auf alle Fälle nur die minimale

Plastizität der Art dar, da ja innerhalb des einen Thallus Substrat und Mikroklima nur kleinsten Unterschieden ausgesetzt sind.

Ferner wurden wegen des taxonomischen Interesses nur die *Verucariaceae* s. l. herangezogen; sie gelten als besonders schwer zugänglich. Die hier gezogenen allgemeinen Schlüsse gelten jedoch auch für andere Flechtengruppen, die zwar untersucht worden sind, aber hier nicht zur Diskussion gestellt werden.

Weiterhin kommen fast ausschließlich endolithische Vertreter zur Behandlung. Das in allen Schichten ziemlich lockere Netzwerk der Hyphen und Algen erleichtert die Untersuchung ungemein. Außerdem ist gerade bei endolithischen Arten eine besonders deutliche Beziehung zum Substrat zu erwarten. Verwandte hemiendolithische, epilithische Krusten und Laubflechten, die zum Vergleich herangezogen wurden, zeigten vergleichbare Verhältnisse. Sie sollen einer späteren Behandlung vorbehalten bleiben.

C. Untersuchungstechnik

I. Allgemeines

Bei der Untersuchung endolithischer Flechten lassen sich grundsätzlich zwei Wege einschlagen: einmal der von BACHMANN (1890, 1892a und b) empfohlene — Anfertigung eines Dünnschliffs und nachfolgende Entkalkung; er führt zu Einzelschliffen, die sicher nicht verformt sind, die aber doch mitunter Beschädigungen an der Thallusoberseite aufweisen. Der andere Weg, u. a. von BAUR (1901) vorgeschlagen, nimmt die Entkalkung vorweg und gestattet dann die Anfertigung von Serienschnitten. Durch Wahl einer geeigneten Technik muß dabei Sorge getragen werden, daß der Thallus vollständig erfaßt und ohne Verzerrung präpariert wird.

Das nachfolgend geschilderte Verfahren eignet sich für alle Flechten in oder auf nicht zu stark verunreinigtem Kalk oder Dolomit; stärkere Verunreinigungen vergrößern die Schnittbilder. Ersetzt man das Entkalken durch eine Behandlung mit Chlordioxyd-Salpetersäure, so läßt sich die geschilderte Technik auch für Holz- und Rindenflechten verwenden.

Der Anwendungsbereich unserer Technik findet seine Grenzen bei Kalk und Dolomit mit kristallinen Verunreinigungen, bei Flechten, die über 2–4 mm in das Substrat eindringen, und schließlich an Problemen, die mit chemischen Dingen (Flechtenstoffe, Inhalt der Ölhyphen) zu tun haben.

II. Fixierung

Beim Zurichten der zu untersuchenden Probe muß man darauf achten, daß sie ohne Beschädigung der Oberfläche so abgeschlagen wird, daß sie möglichst dünn ist, aber doch die ganze Thallusdicke umfaßt. Ein charakteristischer Umriss erleichtert die Orientierung. Nach kurzem Abspülen weicht man sie eine halbe bis ganze Stunde bei Unterdruck ein.

Entkalkende Fixierungsgemische eignen sich nicht. Besonders bewährt haben sich die Sublimatgemische nach HELLY und nach MAXIMOW, die gut und rasch eindringen. Die optimale Anwendungsdauer mag bei 2–4 Std liegen. Wegen der möglichen Reaktionen mit dem mineralischen Substrat ist mit sehr großem Überschuß an Fixiergemisch zu arbeiten. Die fixierte Probe wird in fließendem Wasser 24 Std ausgewaschen. Die Jodierung erfolgt zweckmäßigerweise erst am Schnitt.

III. Entfernung des Substrats

Nach sorgfältigem Entwässern wird die Probe mit Alkohol-Äther, dann mit 1—2%iger Zelloidinlösung durchtränkt. Konzentrierte Lösungen dringen sehr langsam ein und liefern kein besseres Ergebnis. Nach einigen Stunden kann man die Flechte aus der Lösung nehmen, das überschüssige Lösungsmittel verdunsten lassen und das entstandene Zelloidinhäutchen noch etwas feucht in 80%igen Isopropylalkohol überführen und darin einige Stunden härten. Auf diese Weise werden Hyphen und Algen fest miteinander verbunden und weitgehend geschützt.

Dann wird ausgewaschen und mit öfters gewechselter 5%iger Salpetersäure entkalkt. Falls erforderlich, kann anschließend im Paraffinschälchen mit einem Gemisch aus 1 Teil 40%iger Flußsäure und 7 Teilen 70%igem Alkohol entkieselt werden. Auf alle Fälle wird nachfolgend im fließenden Wasser 24 Std nachgewaschen.

IV. Einbettung und Schnitt

Das in der üblichen Weise entwässerte Objekt wird in normales Zedernholzöl gebracht, welches ein oder mehrere Male gewechselt wird. Flechten mit großen, harten Früchten oder sonst zum Splintern neigenden Teilen kommen über verdicktes Zedernholzöl, die anderen direkt in das Paraffin. Bereits nach wenigen Stunden kann gegossen und geschnitten werden, weil das Zedernholzöl nicht entfernt zu werden braucht.

Unsere Schnitte wurden mit einem Tetrander-Mikrotom (JUNG) hergestellt. Je nach Objekt wurde eine Schnittdicke zwischen 6 und 10 μ gewählt. Bei sauberem Arbeiten ist ein Aufkleben der Schnitte mit Eiweißglycerin nicht erforderlich; es genügt nach dem Strecken die Adhäsion.

V. Färbung und Einschluß

Da Flechtenschnitte quellen und sich daher leicht ablösen, bringt man die entparaffinierten Objektträger aus Xylol über Isopropylalkohol und Alkohol-Äther kurz in 0,5%ige Zelloidinlösung, läßt den Überschuß sorgfältig abtropfen und härtet das Zelloidinhäutchen in 80%igem Isopropylalkohol nach.

Nach der üblichen Zwischenbehandlung kann gefärbt werden. Von den zahlreichen Vorversuchen abgesehen, gelangten zwei Färbungen zur Anwendung.

Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN: Die Schnitte kommen aus der Eisenalaunbeize in die 1:10 verdünnte Hämatoxylinlösung und werden progressiv bis zum Erreichen des gewünschten Tones gefärbt. Beim Blauen mit Leitungswasser traten aber oft Störungen auf (Chlorierung?); deswegen wurde diese Färbung wieder aufgegeben.

Azan nach HEIDENHAIN: Diese Färbung wurde in der üblichen Form angewendet (vgl. ROMEIS 1943). Wenn auch bei den endolithischen Flechten das Orange G nicht mitfärbt, spielt es doch bei Holz- und Rindenflechten eine wichtige Rolle.

Abschließend kommen die Schnitte aus Isopropylalkohol in Alkohol-Äther. Hierdurch löst sich das Zelloidinhäutchen auf. Über Isopropylalkohol gelangen dann die Präparate in Xylol und werden in Cădax eingeschlossen.

VI. Kontrolle

Zur Kontrolle der Präparation dienten einzelne Dünnschliffe der untersuchten Flechten.

Außerdem lassen sich die einzelnen Schnitte einer Flechte untereinander vergleichen, vor allem, wenn substratbedingte charakteristische Wachstumsformen (etwa um Kristalle im Substrat) auftreten.

VII. Auswertung

Zur Auswertung diente ein Leitz-Mikroskop (G-Stativ, Kreutztisch, übliche Ausrüstung). Mit Hilfe eines Zeichenprismas, später eines Projektionsprismas, wurden viele Einzelheiten auf 1000 Zeichnungen festgehalten. Ferner dienten etwa 1800 Mikrofotos (davon knapp 200 farbig) der Auswertung. Nach ihnen wurden auch die Skizzen in dieser Arbeit angefertigt.

D. Der Thallus

I. Bau des Thallus

1. Allgemeines. Alle untersuchten Thalli endolithischer *Verrucaria-ceae* s. lat. sind klar heteromer. Auf einheitlichem Substrat sind Rinden- und Algenschicht ziemlich gleichmäßig dick, während die Markschrift (Rhizoidenzone BACHMANNs) und damit der gesamte Thallus starke Unterschiede aufweist.

Die *Rindenschicht* ist meist zwischen 20 und 60 μ mächtig, doch zeigen sich hier starke Standortsverschiedenheiten. Eine Probe von *Thelidium immersum* aus einer dunklen Felsspalte wies eine nur 5—20 μ starke Rinde auf, eine Probe derselben Art von der Oberfläche des gleichen Kalkfelsens besaß eine 50—70 μ messende Rinde. Die obersten Zellen der Hyphen sind abgestorben; eine scharfe Grenze dieser Epinekralschicht gegen den lebenden Teil der Rindenschicht ist bei den meisten Arten nicht festzustellen.

Die *Algenschicht* ist bei allen untersuchten Proben stärker als die Rindenschicht. Ihre Dicke liegt meist zwischen 60 und 120 μ , doch wurden auch Werte über 150 μ gemessen. In ihr sind die Algen in Gruppen gehäuft, die im Schnittbild 5—10, bei *Staurothele meylanii* bis über 20 Algenzellen aufweisen. Fast immer sind die Algengruppen höher als breit. Die Mächtigkeit der Algenschicht scheint ebenfalls von der Helligkeit am Standort abhängig zu sein.

Die *Markschicht* nimmt bei den untersuchten Flechten allmählich an Dichte ab, je weiter sie sich von der Oberfläche entfernt. Eine Unterscheidung von Mark und Rhizoidenzone (ZSCHACKE 1934) ist bei Endolithen nicht möglich. Die Stärke der Markschrift wechselt je nach Art, Alter, Substrat und Standort innerhalb weitester Grenzen.

Die gesamte *Thallusdicke* liegt bei den meisten Arten und Proben um knapp 1 mm, doch wurden Werte zwischen 0,2 und über 4 mm ermittelt.

2. Ölhypen. In der Markschrift vieler endolithischer Flechten finden sich Ölhypen (Sphäroidzellen) in Gestalt kleinerer oder größerer ölerfüllter Einzelzellen oder Zellreihen. Bei anderen Arten derselben Standorte scheinen sie dagegen zu fehlen.

Es ist ziemlich selten, daß bereits unmittelbar unter der Algenschicht die ersten kleinen Ölhypen auftreten. Meist sind die obersten 0,1 bis

0,2 mm tiefer anzutreffen. In Einzelfällen finden sie sich massenhaft in einer Tiefe von 1,5 mm, sind dagegen 1 mm unter der Oberfläche sehr

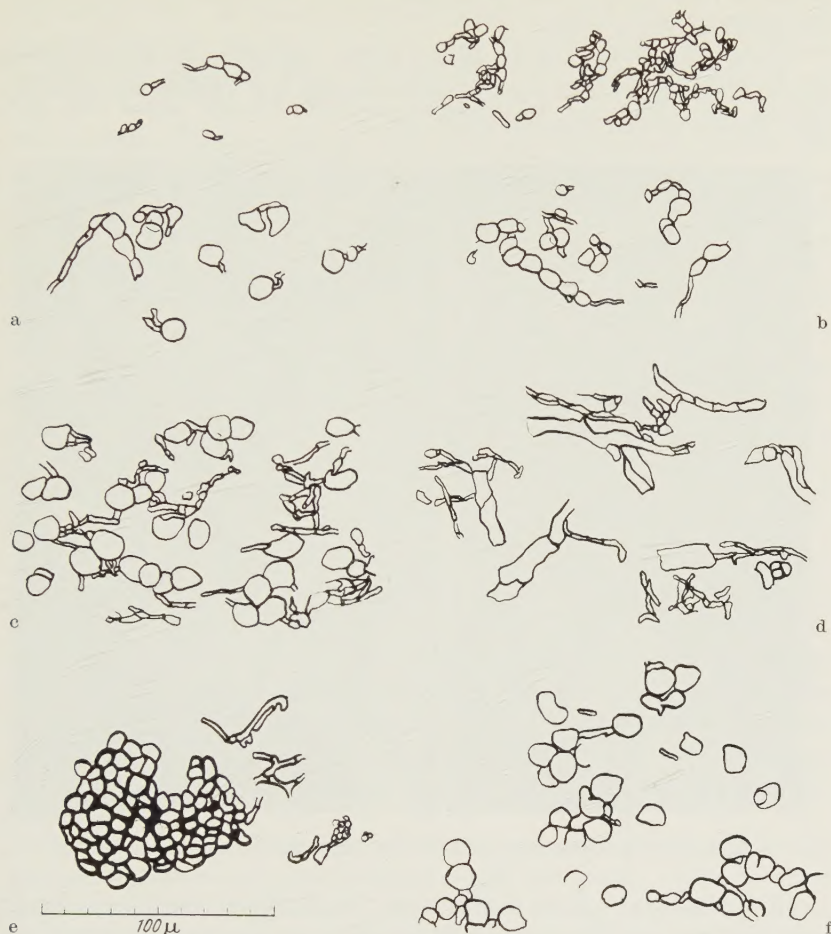


Abb. 1a—f. Ölhyphen. a *Protobagiettoa parviger*, oben aus 0,2 mm, unten aus 0,4 mm Tiefe; b *Thelidium immersum*, oben aus 0,25 mm, unten aus 0,4 mm Tiefe; c *Protobagiettoa steineri*, aus 0,5 mm Tiefe; d *Thelidium* sp., aus 0,5 mm Tiefe; e *Verrucaria* sp., aus 0,6 mm Tiefe; f *Amphoridium* sp., aus 2 mm Tiefe

spärlich und fehlen bei 0,7 mm ganz. Allgemein liegen sie unter den Früchten meist etwas flacher.

Dabei sind die Sphäroidzellen nicht gleichmäßig über den ganzen Thallus verteilt, sondern treten mitunter gehäuft auf, während sie streckenweise ganz oder fast ganz zu fehlen scheinen. In manchen Thalli kommen sie nur vereinzelt vor, in anderen herrschen sie in den tieferen

Thallusteilen geradezu vor. Weiterhin fällt auf, daß die obersten Ölzellen einen erheblich kleineren Durchmesser besitzen; erst in etwas größerer Tiefe erreichen sie die normale Größe, die dann bis zum unteren Thallusrand gleich bleibt.

Form, Anordnung und Größe der Zellen von Ölhyphen aus genügend großer Tiefe eignen sich zur Charakterisierung des Thallus am meisten; eine Anzahl solcher Hyphen zeigt Abb. 1.

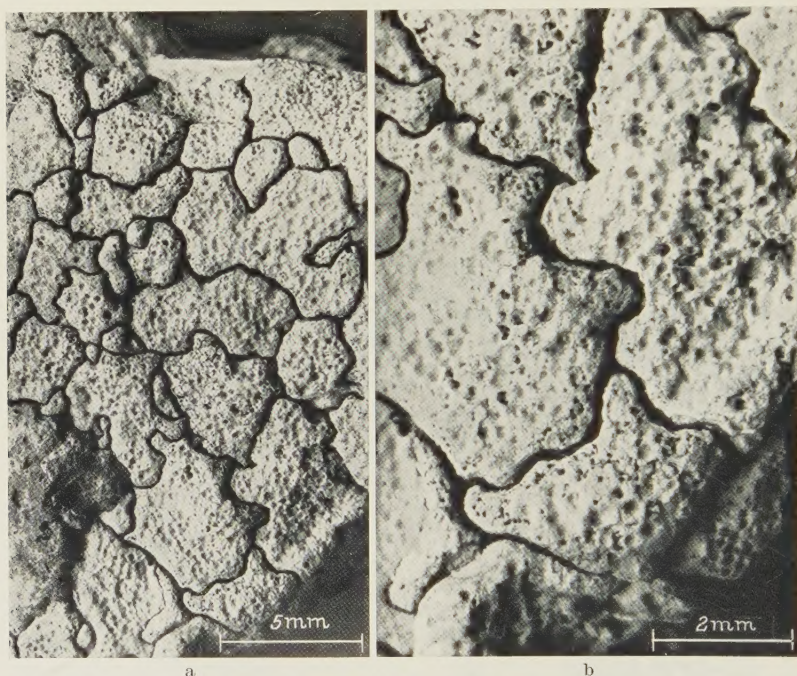


Abb. 2a u. b. Thallusränder auf Kalkstein, eingesenkt; b stärker vergrößert

3. Protothallus. Meist findet man den dunklen, algenlosen Saum, mit dem sich endolithische Flechtenthalli gegeneinander abgrenzen, als Protothallus (Prothallus, Vorlager) bezeichnet. Daß diese Gebilde bei den *Verrucariaceae* aber dem Protothallus einer *Pertusaria* oder *Pannaria* nicht einmal analog sind, lehrt schon ein oberflächlicher Vergleich. Bei einer *Pertusaria* handelt es sich um eine Struktur, die mit dem Wachstum in Zusammenhang steht und später in einen echten Thallus umgewandelt wird; hier schreitet der Protothallus voran.

Ein frei gegen vegetationslose Oberfläche, endolithische Algenvegetation oder biologisch unterlegene Arten wachsender *Verrucarienthallus* dringt fast ohne äußerlich sichtbaren Rand vor. Seine Größe wird mehr durch die Farbe der Oberfläche erkennbar.

Gleich starke Arten aber stellen beim Aufeinandertreffen das Wachstum ein, die einander berührenden Hyphen werden leicht torulös und schwärzen sich. In manchen Fällen entsteht durch Verzweigung und Verflechtung ein bis über 1 mm in den Stein hineinreichendes Plectenchym. Es ist frei von Algen und fällt durch seine große Sprödigkeit auf. Oft sind solche Ränder deutlich versenkt und umgrenzen den Thallus wie schwarze Rinnen (Abb. 2). Quellung und Sprödigkeit dürften das Agens dieser Einsenkung sein. Auf alle Fälle ist das Gebilde aber stationär. Keineswegs tritt es an Substratsprüngen auf, wie HOLDER (1954) meint. Weil aber eine Unterscheidung nicht immer möglich ist (etwa bei *Rhizocarpon*), mag der Namen *Protothallus* auch hier stehenbleiben. Er wird also rein deskriptiv für eine algenfreie Thallusrandzone gebraucht.

4. Besonderheiten. Gelegentlich treten in der Markschrift Nester kleiner Zellen auf, die BACHMANN (1918a) als *Sphäroidzellnester* beschreibt. Sie scheinen nicht artspezifisch, sondern substratabhängig zu sein. Sie wurden bei *Verrucaria dufourii* in einer Probe (Obj. 11) reichlich beobachtet, fehlen jedoch in einer anderen Probe (Obj. 4), die nur wenige Meter davon entfernt aufgesammelt worden ist.

Sicher substratbedingt sind mehrreihige *Hyphenstränge* und ein- oder mehrschichtige *Plectenchymplatten*, die meist an Störungen des Substrats auftreten. Über ihre Bedeutung kann nichts ausgesagt werden.

Gelegentlich kommen auf der Thallusoberfläche *fremde Algen* vor. Meist handelt es sich um *Cyanophyceen*, mit denen die Flechtenhyphen nicht oder kaum in Beziehung treten. Thalli mit zweierlei Algen im regulären Thallusverband wie bei ebenfalls untersuchten endolithischen discocarpen Flechten fanden sich in dem hier zur Diskussion stehenden Material nicht.

Das massenhafte Auftreten von *Flechtenparasiten* drängt sich jedem Beobachter sofort auf; meist handelt es sich um braune, dicke, torulöse Hyphen, die auf dem Thallus wuchern und in seine obersten Rindenschichten eindringen. Das lockere Rindengeflecht vermag den eindringenden Parasitenhyphen nur wenig Widerstand zu leisten. Langsamer wachsenden Schmarotzern begegnet das Flechtenlager durch Bildung eines dichten Plectenchyms.

II. Entwicklung des Thallus

1. Allgemeines. Es ist verhältnismäßig schwierig, das freie Wachstum von endolithischen Flechtenthalli zu untersuchen, weil die Besiedelung des Substrats durch Flechten stets erheblich hinter der durch Algen herhinkt. Demnach dringt also immer der Flechtenrand gegen eine bereits vorhandene Algenvegetation vor. Hierbei handelt es sich um

eine 100—150 μ tief in das Gestein eindringende Schicht, in der Cyanophyceen, besonders *Gloeocapsa*-Arten vorherrschen. Ferner finden sich Anflüge von Pilzen, die an der Oberfläche ein ziemlich kümmerliches Dasein führen. Hyphen und Gallerthüllen teilen durch ihre Färbung der Gesteinsoberfläche einen grauen Farbton mit.

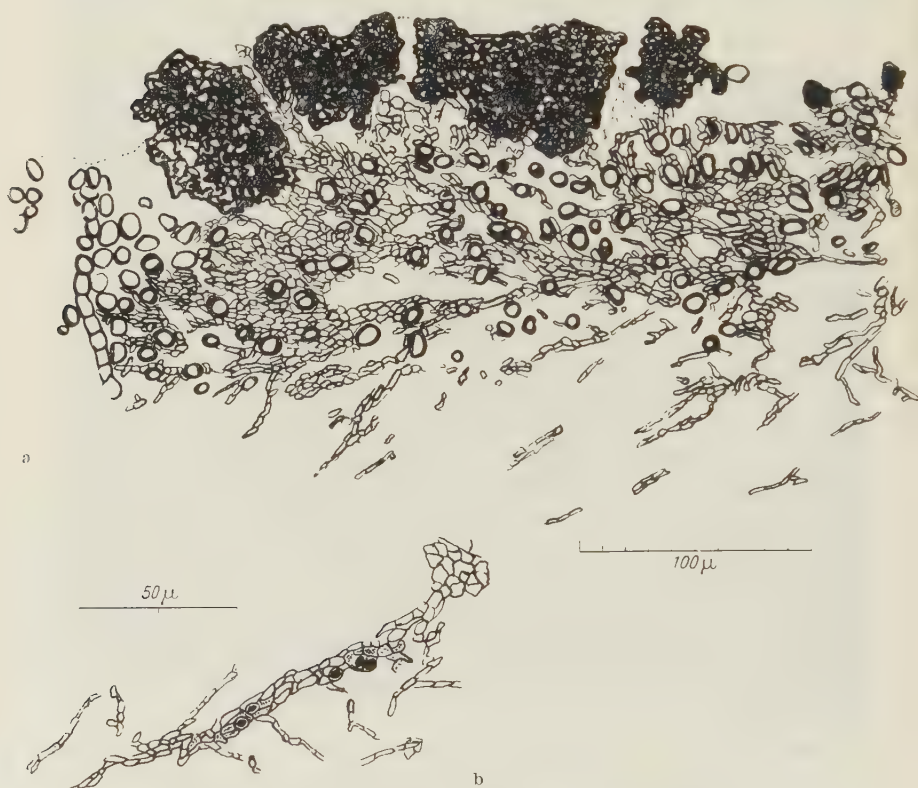


Abb. 3 a u. b. *Staurothele meylanii*: a Thallusrand, b Schiebehyphenstrang

Die folgenden Angaben beziehen sich auf *Staurothele meylanii*. Sie treffen, von den Maßen abgesehen, mit geringen Abweichungen auch für andere endolithische Flechten zu.

2. Vordringen der Hyphen. Der Thallus dringt mit seinen randlichen Hyphen hauptsächlich in einer Tiefe von 120—140 μ , also nicht an der Oberfläche vor. An Hindernissen, etwa Kristallen im Substrat tritt ein Stau und ein Umwachsen ein. Die oberflächennah und mitteltief wachsenden Hyphen enden mit stumpfen Zellen; sie bestehen aus dünnwandigen, sehr protoplasmareichen, torulösen Zellen von der Größe $3-7 \times 2-4 \mu$. In manchen messen die Kerne bis zu 2 μ . Dagegen enden

die in der Tiefe wachsenden Hyphen zugespitzt (ähnlich Borstenzellen, BACHMANN 1907) und bestehen aus plasmaärmeren, schlanken Zellen der Größe $5-12 \times 1,5-2 \mu$.

Die Zone des stärksten Vordringens bildet einen Vegetationsscheitel, der etwa am unteren Saum der endolithischen Algenvegetation liegt (Abb. 3a und 4). Von dieser Höhe aus krümmen sich kurz-zellige Hyphen empor und stehen schließlich fast senkrecht zur Oberfläche. Diese Wachstumsrichtung dürfte für die Eliminierung der thallusfremden Algen und Pilzhypen eine große Rolle spielen. Diese Hyphen verzweigen sich gegen die Oberfläche zu stark und enden mit

kurzen, bräunlichen, torulösen Zellen, den Deckhyphen BACHMANNs (1892a). Offensichtlich werden diese Deckhyphen im Laufe der Zeit abgetragen; 4—5 mm vom Rand nach innen fehlen sie bereits völlig.

Unterhalb des Vegetationsscheitels herrscht bei Einzelhyphen und Hyphenbündeln die Wachstumsrichtung nach außen unten vor. Einige Zehntel-millimeter vom Rand durchsetzen sie das Substrat nach allen Richtungen. Bei 1 mm Abstand zum Rand ist keine vorherrschende Richtung

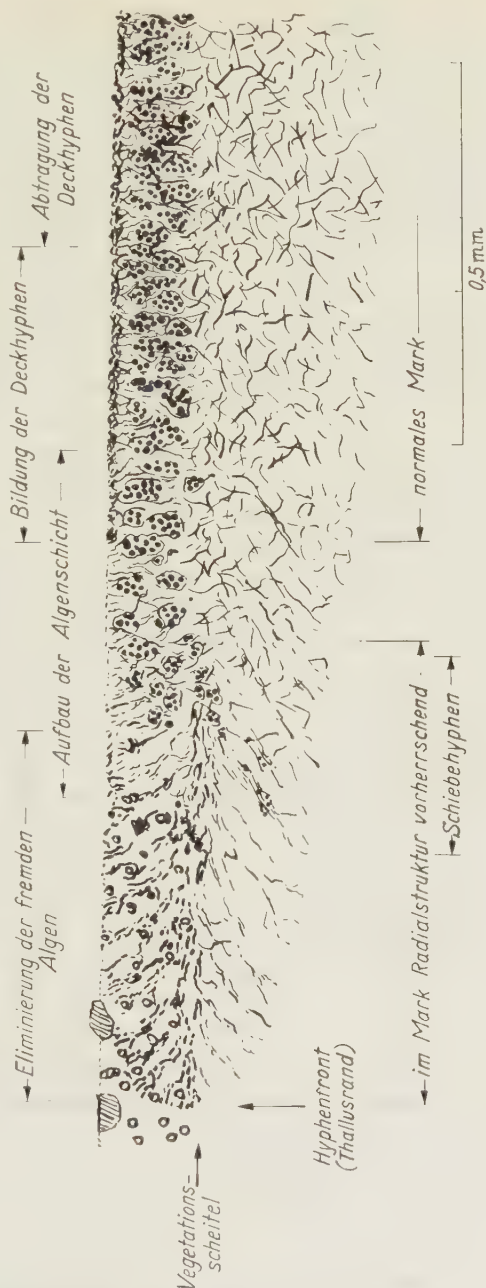


Abb. 4. *Staurothle meylandii*: Schema des Thallusrandes

mehr zu erkennen (Abb. 4). Ein Teil der alten Hyphen erscheint kollabiert.

Gelegentlich dringen obere oder untere Hyphen etwas über die allgemeine Front hinaus vor.

3. Eliminierung fremder Algen und Pilzanflüge. Die fremden Algen werden in einem etwa 0,5 mm breiten Saum eliminiert. Hierbei wirken zwei Faktoren zusammen: Die von unten her wachsenden Hyphen schieben einen Teil der fremden Algen an die Oberfläche. An die anderen legen sich seitlich oder rundum kurzellige Hyphen, dringen auch zuweilen gegen das Innere vor, ohne ausgesprochene Haustorien zu bilden. Die so erfaßten Zellen flachen sich ab, scheinen die Inhaltsstoffe zu verlieren, und die Gallerthülle kollabiert. 0,5 mm vom Rand entfernt liegen nur noch einzelne, auf $6-10 \times 1-2 \mu$ abgeflachte tote Hüllen im Thallus.

Die ziemlich kompakten und flach auf bzw. im Substrat sitzenden Pilzanflüge werden durch das dichte (Deck-)Hyphengeflecht abgegrenzt und offensichtlich abgehoben.

4. Bildung einer eigenen Algenschicht. Die ersten sicher erkennbaren Algen des Thallus finden sich etwa 0,4 mm von der Front der Hyphen, wo also die meisten Fremdalgen bereits entfernt sind.

Über dem Niveau des Thallusscheitels beginnt sich etwa 0,5 mm vom Thallusrand die Algenschicht zu entwickeln. Noch weiter randwärts findet man sehr tief ($150-200 \mu$) vereinzelte, an oder in nach unten-auswärts wachsenden Hyphensträngen liegende Algenzellen mit nur $3-4 \mu$ Durchmesser (Abb. 3b). Die im Niveau des Vegetations-scheitels oder etwas darüber liegenden Algenzellen messen $4-6 \mu$, die der Oberfläche zunächst liegenden $6-8 \mu$.

Zur Frage nach der Bildung der Algenschicht lassen sich drei Möglichkeiten anführen:

1. Der Thallus übernimmt geeignete Algen aus der vorhandenen Algenvegetation. Einzellige Grünalgen wurden in unseren Proben von endolithischer Algenvegetation nicht mit Sicherheit ausgemacht. Es spricht auch keine sonstige Beobachtung dafür.

2. Die Zufuhr der benötigten Algen erfolgt von oben her, etwa durch bewegliche Stadien oder (hier) durch ejakulierte Hymenialgonidien. In beiden Fällen müßte sich die Algenschicht von oben nach unten entwickeln. Alle Beobachtungen sprechen dagegen.

3. Der Flechtenpilz selbst bringt die Algen durch Schiebehyphen (NIENBURG 1917) in die Randzone. Dafür sprechen: die tiefe Lage der am weitesten randwärts liegenden Algen, die anders nicht zu deuten ist; ferner die geringe Größe der einzeln auftretenden Algenzellen, ihre Lage in oder an Hyphensträngen, deren Wuchsrichtung und der Aufbau der

Algenschicht von unten nach oben. Die Verschiedenheit von den Schiebehypphen der Pertusarien ergibt sich aus der anderen Lebensweise. Erst muß durch Hypphenstränge das Substrat perforiert sein, bevor darin Algen verschoben werden können; diese liegen daher nicht an der Spitze der Schiebehypphen. Die relative Plasmaarmut der letzteren dürfte mit der geringen Wachstumsgeschwindigkeit der Endolithen unschwer in Zusammenhang zu bringen sein. Demnach sind die geschilderten Hypphenstränge als Schiebehypphen aufzufassen.

5. Weitere Entwicklung des Thallus. Die Front der Flechte dringt auf fast der ganzen Thallusdicke vor. Die nachträgliche Zunahme der Mächtigkeit scheint nur sehr allmählich vonstatten zu gehen; bei einzelnen Flechten dürfte überhaupt kein nennenswertes Wachstum nach der Tiefe zu mehr stattfinden.

Wie bereits angeführt, schwinden die Deckhypphen, die in optimaler Entwicklung den Thallus über 15μ hoch bedecken, im Laufe der Zeit. Hieraus, wie auch aus dem allmählichen Hervortreten ursprünglich eingesenkter Früchte, kann auf eine allmähliche *Abtragung* des Thallus geschlossen werden. Bei unserer Probe ergibt sich aus den ermittelten Werten eine Abtragung von $2-3\mu$ je Millimeter radialen Zuwachs. Schätzt man das jährliche Wachstum unserer *Staurothele meylanii* auf ein bis einige Millimeter, so kommt man auf die Größenordnung des im folgenden Abschnitt angeführten Abtragungswertes. Gelingt es, den radialen jährlichen Zuwachs exakt zu bestimmen, dann läßt sich über die Thallusabtragung auch das absolute Alter von Flechtenfrüchten ermitteln.

In ähnlicher Weise wie die Thallusoberfläche müssen sich auch die Schichten des Flechtenthallus eintiefen, um der Abtragung zu entgehen. Die Algenschicht legt sich dergestalt tiefer, daß sich die an ihrem unteren Rand liegenden Algen rasch teilen; ihr Durchmesser ist klein, der Plasma-gehalt groß. Die an der oberen Grenze liegenden Algen teilen sich nur selten, sie schwellen an und verarmen an Inhaltsstoffen; schließlich gehen sie zugrunde.

III. Abhängigkeit vom Standort

1. Allgemeines. Es liegt auf der Hand, daß sich Verschiedenheiten des Standorts auch auf den Bau der Flechte auswirken. Allerdings kann man diese Einflüsse kaum an *einem* Thallus studieren. Andererseits ist aber unwahrscheinlich, daß einem an verschiedenen Standorten genetisch einheitliches Material begegnet. Mit Ausnahme der Substratabhängigkeit sollen deshalb nur einige allgemein zutreffende Beobachtungen mitgeteilt werden.

2. Substrat. Es ist möglich, den Einfluß von Substratunterschieden an *einem* Thallus zu studieren, wenn man solche Flechten verwendet, die über eine Gesteinsgrenze hinwegwachsen. In unserem Fall handelt es



a

b

Abb. 5 a u. b. *Staurothele meylanii*: a Thallus in feinem grauen Kalk;
b Thallus in einer Calcitader

sich um *Staurothele meylanii* (Obj. 73), die auf einem großen Gerölle eines gequälten Gesteins vom sehr feinen grauen, silikathaltigen Kalk über eine Calcitader hinwegwuchs.

Im grauen, homogen erscheinenden Kalk ist die Rindenschicht dünner, ebenso die Algenschicht mit ihren gruppenweise liegenden Algen. Die Dichte der Marksicht nimmt gleichmäßig nach unten ab (Abb. 5a).



Abb. 6a u. b. Thallus von *Staurothele meylanii*. a Kompakte Kristalle werden gemieden; b Spaltbarkeitsflächen der Calcitkristalle werden wiedergegeben

In der hellen Calcitader sind Rinden- und Algenschicht wesentlich stärker, die Algen liegen z. T. in Reihen oder Platten in den Spaltflächen der Calcitkristalle. Die Wachstumsrichtung der Hyphen zeigt außerdem, daß sich die Hyphen an die vorhandenen Risse und Sprünge im Substrat halten (Abb. 5b und 6b). Die Folgerung, daß die Hyphen in Kristalle nur schwer einzudringen vermögen, wird bestätigt durch eine andere Probe derselben Art (Obj. 74), in welcher kristallisierte Einschlüsse im sonst ziemlich feinkörnigen Gestein in den Präparaten als scharfumgrenzte Negative erscheinen (Abb. 6a).

Die chemischen Unterschiede scheinen keine nennenswerte Variation im Thallus hervorzurufen.

3. Mikroklima. Der Einfluß der Beleuchtung auf die Stärke von Rinden- und Algenschicht wurde bereits angeführt. Damit ist auch die Färbung des Thallus gewissen Schwankungen unterworfen.

Die Feuchtigkeit des Standorts prägt sich im Bau weniger stark aus. Form und Anordnung der Hyphen in der Algenschicht scheinen hier verwendbar zu sein.

IV. Auswertung

1. Schichtung des Thallus. Abgesehen von präparativen Schwierigkeiten eignet sich die Thallusdicke kaum zur Kennzeichnung von Arten, weil sie nach Alter, Substrat und Mikroklima starken Schwankungen ausgesetzt ist.

In abgeschwächtem Maße gilt das auch für die einzelnen Schichtstärken. Immerhin ist bei einer Art mit dicker Algenschicht diese auch an einem sehr schattigen Platz noch relativ mächtig. Die Gruppierung der Algen innerhalb der Schicht ist, wie gezeigt, substratabhängig und daher mit Vorsicht zu benützen.

Da Ölhyphen im Mark streckenweise fehlen können, in manchen Fällen sehr tief im Mark liegen oder nur vereinzelt vorkommen, ist ihr Vorhandensein oder Fehlen nur an lege artis angefertigten Präparaten festzustellen. Bei der üblichen Bestimmungsarbeit ist ein negativer Entscheid unsicher.

2. Zellmaße. Als relativ konstante Thallusmerkmale dürfen dagegen die maximalen Größen der Algenzellen und die Größe und Anordnung der Zellen in den Ölhyphen betrachtet werden (Abb. 1). Hierbei ist darauf zu achten, daß die Messung der Sphäroidzellen in genügend großer Thallustiefe vorgenommen wird, da die obersten Sphäroidzellen zu kleine Werte liefern.

3. Weitere Thallusmerkmale. In manchen Diagnosen wird die Beschreibung des Protothallus aufgeführt. Da es sich hierbei um ein von einem Nachbarthallus induziertes Gebilde handelt, das je nach Angrenzer, Substrat, Mikroklima und Vitalität der Flechte sehr verschieden aussehen kann, hat dieses Merkmal keinen taxonomischen Wert. Dasselbe gilt für Durchmesser und Umriß des Flechtenlagers.

E. Die Frucht

I. Allgemeines

Bei der Untersuchung unserer Proben fiel auf, daß sich alle studierten Arten in wenige Entwicklungstypen einreihen lassen. Daher wurde jeweils das günstigste Objekt als Modell ausgewählt und beschrieben.

Die anderen untersuchten Arten, auch die extremer Standorte, schließen sich eng an diese fünf Typen an.

Leider stand für die Identifizierung der Arten keine Vergleichssammlung zur Verfügung. Die Bestände der Botanischen Staatssammlung München wurden zwar von SERVÍZ bearbeitet, aber noch nicht benannt. Indessen kommt es im Rahmen dieser Arbeit nur auf die allgemeinen Ergebnisse an, so daß der Mangel unerheblich bleibt.

II. Entwicklung der Frucht

1. Typ der *Protobagliettoa parmigera* Serv. (Obj. 84). a) *Allgemeines.* Thallus wechselnd dick, bei unserer Probe etwa 1 mm in den Kalk eingesenkt. Rinde bereits im Kalk, etwa 30—50 μ tief, darunter die Algenschicht mit etwa 90—120 μ Dicke. Die Marksicht beginnt also in einer Tiefe von 90—150 μ . In ihr, in 150—180 μ Tiefe, finden wir die jüngsten Stadien der Fruchtanlagen.

b) *Die Entwicklung der Carpogone.* Jugendliche, im Wachstum begriffene Hyphen unterscheiden sich von alten durch ihren reichen protoplasmatischen Inhalt, der sich in stärkerer Färbbarkeit durch Azokarmin bzw. Eisenhämatoxylin im Präparat bemerkbar macht. Dennoch ist es nicht möglich, die Primordien bis zu einem ein- oder wenigzelligen Stadium zurückzuverfolgen, da auch in einem älteren Thallus noch Wachstumserscheinungen zu beobachten sind; es läßt sich nicht sicher feststellen, ob diese außerordentlich verschiedenen Gebilde zur Fruchtentwicklung gehören. Sie bleiben daher außer Betracht.

Unter der Algenschicht beginnen sich plasmareiche Hyphen in rascher Folge zu teilen, sie wachsen heran und bilden ein Hyphenknäuel (Abb. 7a und 8a). Dessen Zellen messen 2—5 $\times$ 2—3 μ und sind damit kürzer und dicker als die umliegenden Markhyphenzellen mit 3—8 $\times$ 1,5—2,5 μ . Diese werden von der heranwachsenden Anschwellung zur Seite gedrängt und bilden um sie eine wechselnd dicke Hülle, welche nur Anilinblau annimmt.

Auch das Innere der Anlage enthält verschieden plasmahaltige Elemente. Es besteht jedoch kein scharfer Unterschied zwischen plasmareichen und plasmaarmen Zellen, vielmehr ist der Übergang allmählich, so daß es, von wenigen Ausnahmen abgesehen, nicht möglich ist, generative und vegetative Hyphen sicher zu trennen. Darauf hat bereits BAUR (1901) hingewiesen. Es muß also dahingestellt bleiben, ob das paraphysogene Material schon früh von den ascogonbildenden Zellen entwicklungsgeschichtlich abgetrennt wird. Beide Elemente entstammen dem nämlichen Knäuel.

c) *Die Entwicklung der Ascogone.* Der Carpogonknäuel wächst wenig nach der Tiefe zu, mehr in die Breite, am meisten nach oben (Abb. 7b). Durch das Wachstum legen sich ihm immer mehr Hyphen des Thallus von außen an. Über diesem Gebilde füllt sich der Raum von unten



Abb. 7 a—k

Abb. 7 a—q. *Protobagietloa parmigera*. a—k Entwicklung der Frucht (vgl. Text);

nach oben mit zunächst torulösem Hyphenwerk bis zur Thallusoberfläche hin an (Abb. 7c); es bildet sich ein Paraplectenchym aus Zellen mit $2-3\ \mu$ Durchmesser. Unter Einschluß dieses Komplexes erreicht die Fruchtanlage jetzt eine Höhe von etwa $200\ \mu$, ihr größter Durchmesser (in $150\ \mu$ Tiefe) beträgt etwa $100\ \mu$. Im Inneren herrschen Vertikalstrukturen vor (Abb. 7d und 8b).

Das Zentrum lockert sich allmählich auf, durch die Lücken werden die Zusammenhänge besser erkennbar. Von einzelnen Nestern stark

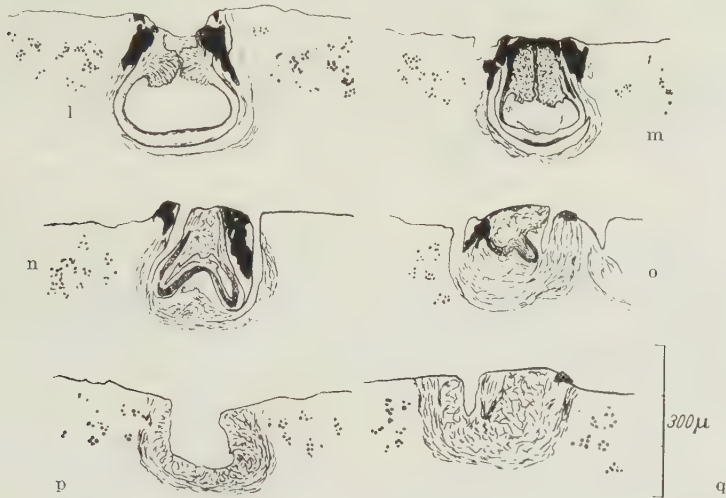


Abb. 7 l—q. Absterben der Frucht und Plombierung des Thallus (vgl. Text)

färbbarer Zellen aus setzt die Entwicklung der Ascogone ein. Diese bestehen aus einer etwa kugeligen zentralen Zelle ($3\ \mu$ Durchmesser), einigen Zellen, die sich ihr anschließen oder sich um sie winden ($2-2,5\ \mu$ Durchmesser), und einem protoplasmaärmeren Strang, der die Anlage nach oben durchwächst ($1,5-2\ \mu$ Zelldurchmesser). Die Deutung als Ascogon und Trichogyne stößt nach Vergleich mit den anderen Entwicklungsreihen auf keine Schwierigkeiten. Die Trichogynen lassen sich aber ausnahmslos nur bis an den unteren Rand des Paraplectenchymkomplexes verfolgen, wo sie, noch $80-100\ \mu$ von der Thallusoberfläche entfernt, endigen. Unter den mindestens 600 Trichogynen der untersuchten Präparate des Objekts reicht keine einzige weiter. Offensichtlich sind sie nur rudimentäre Gebilde, die keine praktische Bedeutung mehr besitzen. Im ganzen untersuchten Thallus war übrigens auch kein Pyknidium zu finden.

d) *Die Differenzierung des Fruchtkerns.* Die Wand des Knäuels entwickelt sich zu einer Fruchtwand (Excipulum); dabei platten sich die

vordem im optischen Schnitt polygonalen Zellen in charakteristischer Weise ab, sie messen um $4 \times 1 \mu$. Die Hyphen des Thallus, die sich im Verlauf des Wachstums der Fruchtanlage angeschmiegt haben, verquellen zum Teil, andere werden zerdrückt. Die Fruchtanlage hängt oft nur durch verhältnismäßig wenige Hyphen mit dem umgebenden Thallus zusammen. Struktur und Verquellungszustand lassen erkennen, daß die fast regelmäßig auftretenden tiefen Spalten neben den Knäueln und jungen Früchten keine Kunstprodukte der Präparation darstellen.

Aus den Ascogonen wuchern gut färbbare Hyphen und erfüllen etwa die untere Hälfte des Raumes, den das junge Gehäuse umschließt. Die obere Hälfte nehmen vertikale, protoplasmaarme Hyphenstränge ein, die vermutlich als Paraphysen zu deuten sind (Abb. 7e). In diese obere Hälfte des Innenraumes hinein beginnen von der Innenseite des Gehäuses aus Hyphen zu sprossen, die sich später zu Periphysen entwickeln. Im obersten Teil des ursprünglichen Knäuels, etwa in der Höhe, in welcher die Trichogynspitzen endigten, schwärzen sich allmählich die Zellwände des Plectenchyms und bilden ein zunächst ringförmiges, bald plattenförmiges Involucrellum von etwa 100μ Durchmesser und 25μ Dicke.

Nach der Entwicklung des Involucrellum verschleimt, von den jungen Periphysen abgesehen, der Inhalt des Gehäuses fast völlig. Auch vom protoplasmareichen Material der unteren Hälfte des Raumes bleibt nur eine dünne Schicht, die das Subhymenium und später das Hymenium entwickelt. In den nun freien Raum hinein sprossen von allen Seiten, soweit die genannte subhymeniale Schicht fehlt, die Periphysen und erfüllen fast den ganzen Innenraum (Abb. 7f). Nun erst bilden sich aus dem Subhymenium die Ascusanlagen, die zu einer Größe bis höchstens $14 \times 7 \mu$ heranwachsen, dann das Wachstum einstellen und einkernig bleiben. Dieses Stadium dauert offensichtlich längere Zeit, denn es findet sich relativ häufig. Vom unteren Saum des Gehäuses bis zum oberen Rand des Involucrellum mißt die junge Frucht eine Höhe von $130\text{--}140 \mu$, ihr Durchmesser $90\text{--}110 \mu$; es hat also seit der Ascogonenentwicklung kein stärkeres Wachstum stattgefunden.

e) *Die Reifung der Frucht.* Vor dem Wachstum der Asci beginnen sich die Früchte stark auszudehnen; wiederum weniger in die Tiefe, stärker in die Breite, am meisten nach oben. Dementsprechend legen sich unten wenige, seitlich mehr Hyphen des Thallus der Gehäusewand an und verstärken sie. Das stärkste Wachstum aber zeigt sich unmittelbar unter dem Involucrellum in der obersten Zone des Excipulum (Abb. 7g, h und 8c). Das Involucrellum wird gleichsam als harter, kohligter Schild emporgeschoben und preßt oder stantzt die über ihm liegenden absterbenden plectenchymatischen Schichten von $60\text{--}80 \mu$ Mächtigkeit aus dem Thallus heraus; die aus dem Zusammenhang gerissenen Hyphen sterben vollends ab und fallen aus. Auf diese Weise wird das Involu-

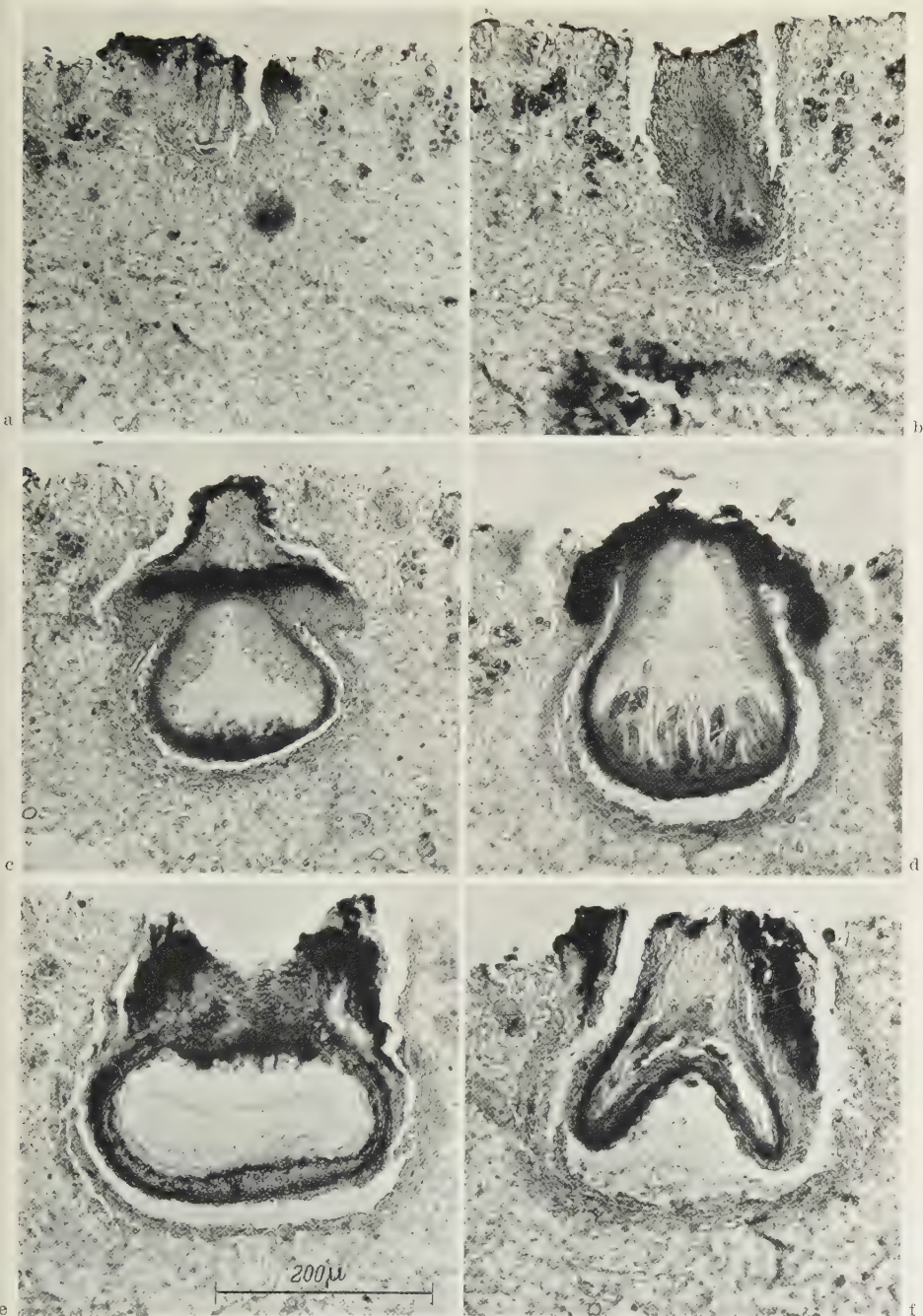


Abb. 8 a—f. *Protobagiettoa parvifera*. Entwicklung und Absterben der Frucht (vgl. Text)

crellum bis zur Thallusoberfläche durchgepreßt, wobei sein den Hals der jungen Frucht überragender Rand nach unten zurückgebogen wird und vielfach sternförmig einreißt.

Nun wachsen die Asci heran, zunächst einkernig, bis zu ihrer endgültigen Größe. Kernteilungen und Abgrenzung der Sporen in den Asci scheinen sehr rasch zu verlaufen. Das Material für die vorliegende Studie wurde zu verschiedenen Tages- und Jahreszeiten gesammelt und fixiert, doch fanden sich unter Zehntausenden von Asci nur wenige zweikernige, ein vierkerniger und kein achtkerniger, der nicht schon die Sporenmembranen erkennen ließe.

Während der Sporenbildung differenziert sich auch das Ostiolum: Der zentrale Teil des Involucrellum wird weiter emporgedrückt und bricht allmählich aus. Der Porus bildet sich also durch vertikales Wachstum des Fruchthalses und Ausbrechen des Verschlusses (Abb. 7i, k und 8d). Die bereits sporulierende Frucht wächst noch in die Breite, soweit sie nicht durch das nun kragenförmige Involucrellum beengt ist. Die reife Frucht ist etwa birnförmig und besitzt ein flach aufsitzendes Involucrellum (*I. patens*, vgl. SERVÍT 1955). Das Hymenium dehnt sich vom Grunde der Frucht allmählich nach den Seitenwänden zu aus und drängt dabei die Periphysen nach oben zurück.

f) *Das Absterben der Frucht.* Bei alten, meist schon an ihrer Breite erkennbaren Früchten finden sich die Periphysen nur noch in der unmittelbaren Umgebung der Mündung, welche infolge des fortschreitenden Zerfalls des Involucrellum sehr weit sein kann. Wenn das Subhymenium die Ascusbildung eingestellt hat, verquellen oder schwärzen sich teilweise die Zellen des Excipulum; weiterhin verquellen die Periphysen in der Mündung und bilden einen dichten Pfropfen (Abb. 7l, m und 8e). Mißlingt der Verschuß, so dringen bald die dicken braunschwarzen, torulösen Hyphen eines auf dem Thallus regelmäßig, aber kümmerlich wachsenden parasitischen Pilzes ein und füllen die Höhlung mit mastigem Geflecht. Die abgedichteten leeren Früchte aber werden durch wuchernde Flechtenhyphen von den Seiten her zusammengedrückt (Abb. 7n, o und 8f). Sie werden dabei oftmals aus dem Thallus herausgequetscht; häufiger aber bleiben sie zusammengefaltet ganz oder teilweise darin, während die Grube im Kalk von den reichlich wuchernden Hyphen verschlossen wird (Abb. 7p, q und 8a). Von einer Regeneration des Thallus kann nicht gesprochen werden, weil hier die Algen fehlen, selbst dort, wo mehrere Früchte unmittelbar nebeneinander ausgefallen sind. Ich gebrauche stattdessen die Bezeichnung Plombe.

Daß mit der Plombierung die Lebenskraft der Thalli nicht erschöpft ist, läßt sich daran erkennen, daß sich Carpogone oft unmittelbar neben oder unter Plomben finden (Abb. 8a). Daß die Primordien neuer Früchte oft erheblich tiefer liegen als die Böden von alten, beruht auf der

Abtragung, der Thallus und Substrat ausgesetzt sind, und die die Tieferlegung erzwingt. Weiter ist es ein Hinweis auf das hohe Alter, das Flechtenfrüchte erreichen können. Die Bedeutung dieser Erscheinung wird an einem anderen Beispiel (*Verrucaria dufourii*) dargestellt.

2. Typ des *Amphoridium calcisedum* Serv. (Obj. 127). a) *Allgemeines.* Thallus wechselnd dick, um etwa 1 mm messend, voll endolithisch. Die 50—80 μ starke Rinde gliedert sich in eine 20—30 μ messende Epinekralschicht, unter der 20—50 μ lebende Rinde folgt; die Abgrenzung ist hier ziemlich scharf. Die Algenschicht mißt etwa 70—90 μ Dicke. Die Markschrift nimmt nach unten allmählich an Dichte ab. Die Fruchtprimordien finden sich etwa im oberen Teil der Algenschicht, etwa 80—90 μ unter der Oberfläche der Epinekralschicht.

b) *Die Entwicklung der Carpogone.* Die frühen Stadien der Carpogonentwicklung konnten nicht ausfindig gemacht werden. Die zahlreich aufgefundenen Carpogonknäuel, welche kurz vor der Bildung der Ascogone stehen, zeigen übereinstimmend folgendes Bild (Abb. 9a): Die unteren beiden Drittel der Anlage bilden einen Knäuel von etwa 60 μ Höhe und 40—50 μ Breitendurchmesser; dieser Knäuel entspricht etwa dem desselben Stadiums bei *Protobagliettoa parmigera*, ist jedoch im Aufbau etwas lockerer, und alle Hyphen des Inneren sind ziemlich gleichmäßig (relativ wenig) plasmahaltig. Eine Trennung von vegetativen und generativen Hyphen ist auch nicht andeutungsweise zu erkennen. Die Zellen haben hier eine Größe von etwa $4-8 \times 1,5-3 \mu$.

Im oberen Drittel der Anlage verlaufen dicht an dicht kurzellig-weitlumige Hyphen ($3-6 \times 2,5-5 \mu$ Zellgröße), welche über der eigentlichen Anlage ein etwa 60 μ breites Geflecht nach Art eines Palisadenplectenchyms bildet (Abb. 9b). Sein oberer Saumschließt etwa mit den lebenden Zellen der Rinde des Thallus ab. Nach unten zu geht es allmählich in die peripheren Teile des Hyphenknäuels über, stellt also nur die stark entwickelte Anlage des oberen Teils des Excipulum dar.

c) *Die Entwicklung der Ascogone.* Im Lauf der weiteren Entwicklung vergrößert sich die Anlage, die Lücken im Inneren werden größer, und außen legen sich Hyphen des Thallus an. Vor allem aber verbreitert sich das palisadenplectenchymatische Dach auf etwa 80 μ ; außerdem wölbt es sich etwas über das Niveau der lebenden Thallusoberfläche vor, bis ein flacher Buckel entsteht, der in der Mitte durch die Scheitelung der Hyphen eine Einsenkung trägt. Dort entwickelt sich später der Porus (Abb. 9c und 10a).

Aus den mehreren plasmareichen Ascogonknäueln, die denen von *Protobagliettoa parmigera* ähneln, dringen Trichogynen nach oben vor, welche ärmer an Protoplasma sind; ihre Zellen werden 2—3 μ dick und bis 12 μ lang. Schließlich ragen die Trichogynen mit einer oft keulig angeschwollenen Endzelle 2—10 μ über die (epinecrale) Rinde hervor. Sie weichen oft bis zu 40° von der Achse der Fruchtanlage ab und erreichen dann die Oberfläche erst gegen den Rand des Palisadenplect-

enchyms. Sofern sie nicht zufällig in der Ebene des Schnittes liegen, sind sie in den Präparaten nur schwer auszumachen. Dennoch konnten mehr als 70 voll entwickelte Trichogynen beobachtet werden. Im Thallus (auch von anderen Proben desselben Entwicklungstyps) finden sich reichlich Pykniden, bei *Amph. sp.* (Obj. 137) meist sogar aus derselben Anlage hervorgehend, doch wurde in keinem Falle ein Spermatium an den Trichogynspitzen gefunden.

d) *Die Differenzierung des Fruchtkerns.* Auch bei diesem Entwicklungstyp setzt nun das vertikale Wachstum der Fruchtanlage ein; die ohnedies nur dünne epineurale Rinde über ihr wird abgestoßen (Abb. 9d, e, f). Gleichzeitig setzt die Schwärzung der paraplectenchymatischen Excipulanlage von oben-seitlich her ein, bis schließlich ein etwa mützenartiges schwarzes Gebilde vorliegt. Der Mündungsteil der Fruchtanlage weicht nur wenig von $80\ \mu$ Durchmesser ab; diese ist etwa walzenförmig und erreicht eine Höhe von $130\text{--}150\ \mu$. Nur ganz unten finden sich im Gehäuse wenige Zellen, aus denen sich später Subhymenium und Hymenium entwickeln. Das Innere der jungen Frucht hat sich durch Wachstum vergrößert, während sein Inhalt verschleimt ist. In den nun freien Raum wachsen von den Seitenwänden her die Periphysen auf der ganzen Höhe der Frucht. Schließlich wächst der Fruchtboden in die Breite und aus dem Subhymenium sprossen die jungen Asci.

e) *Die Reifung der Frucht.* Liegt zu Beginn der Ascusentwicklung der Durchmesser der Fruchtanlage bei etwa $80\ \mu$, so wächst derselbe bis zur Reife der ersten Sporen auf etwa $180\text{--}200\ \mu$ an. Dieses Wachstum beginnt im unteren Teil der Frucht (Abb. 9g), während im Regelfall der Mündungsteil nur wenig, bis etwa $100\ \mu$, sich weitet und dadurch den Porus öffnet. Seltener wächst er gleich stärker in die Breite. Die Schwärzung des Excipulum breitet sich weiter aus (Abb. 9b und 10b).

Allmählich wird der Mündungsteil der Frucht immer weiter, bis er schließlich die Breite des Hymenium erreicht oder gar übertrifft. Hierbei, wie auch schon bei der Öffnung des Ostiolum, scheint ein *tangentiales* Wachstum des Excipulumhalses (im Gegensatz zum *vertikalen* Wachstum bei *Protobagliettoa parmigera*) die ausschlaggebende Rolle zu spielen. Dennoch nimmt dabei die lichte Weite des Porus kaum zu, weil die oberen Periphysen sich nach oben-auswärts richten und dicht aneinanderlegen, wohl auch verkleben (Abb. 9i und 11a). Mit zunehmendem Alter verschleimen und degenerieren diese Mündungsperiphysen, tiefere treten an ihre Stelle, und es bildet sich eine kraterförmige Grube an der Stelle des eigentlichen Ostiolum (Abb. 9k und 11b). Bei besonders alten, aber noch sporulierenden Perithezien können endlich alle Periphysen verschleimt sein. Bei oberflächlicher Betrachtung scheint ein eingesenktes, krugförmiges Apothecium vorzuliegen. Funktionsfähige Früchte dieses Alters sind jedoch äußerst selten.

f) *Das Absterben der Frucht.* Das Absterben setzt meist dann ein, wenn die letzten Periphysen an der Mündung verschleimen und damit das Thecium den parasitierenden Hyphen schutzlos preisgeben. Allenfalls

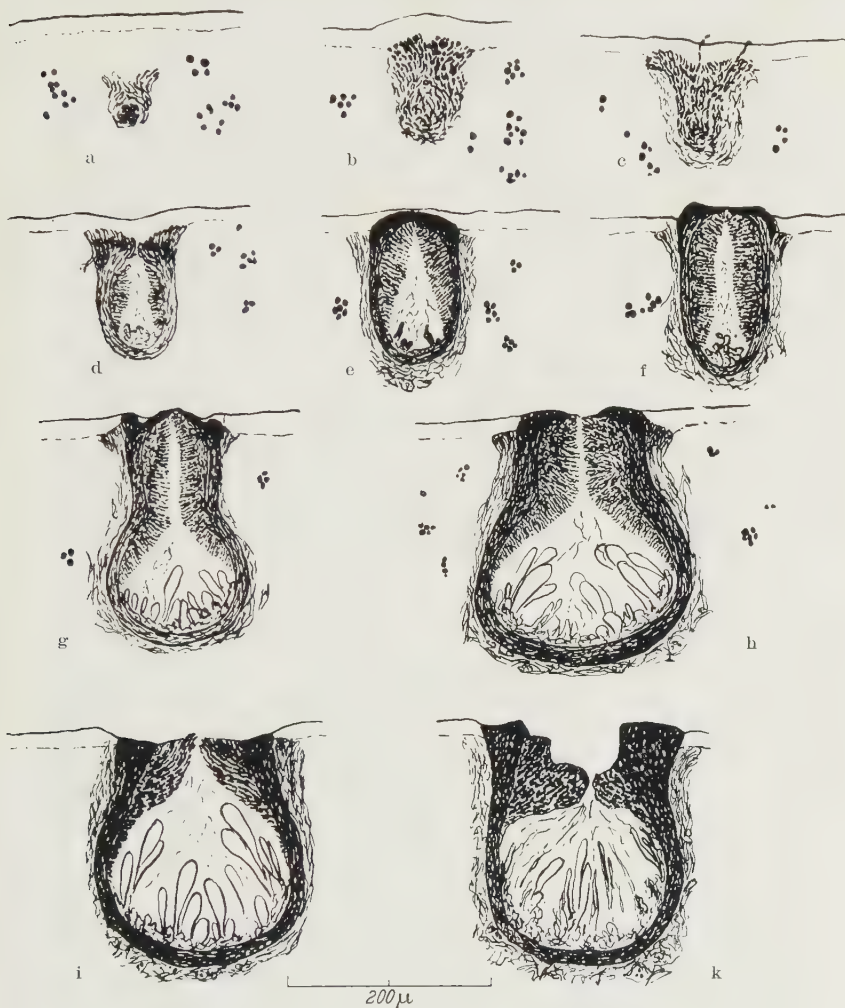


Abb. 9a—k. *Amphoridium calcisedum*. Entwicklung der Frucht (vgl. Text)

noch gebildete Asci produzieren keine Sporen mehr, sondern zerfließen; das Gehäuse entleert sich und beginnt zu verquellen. Auch hier wird es mitunter von den Seiten her durch Thallushyphen zusammengefaltet. Das weitere Schicksal der abgestorbenen Früchte konnte an unserem Material nicht mehr verfolgt werden; Plomben wurden nicht gefunden.

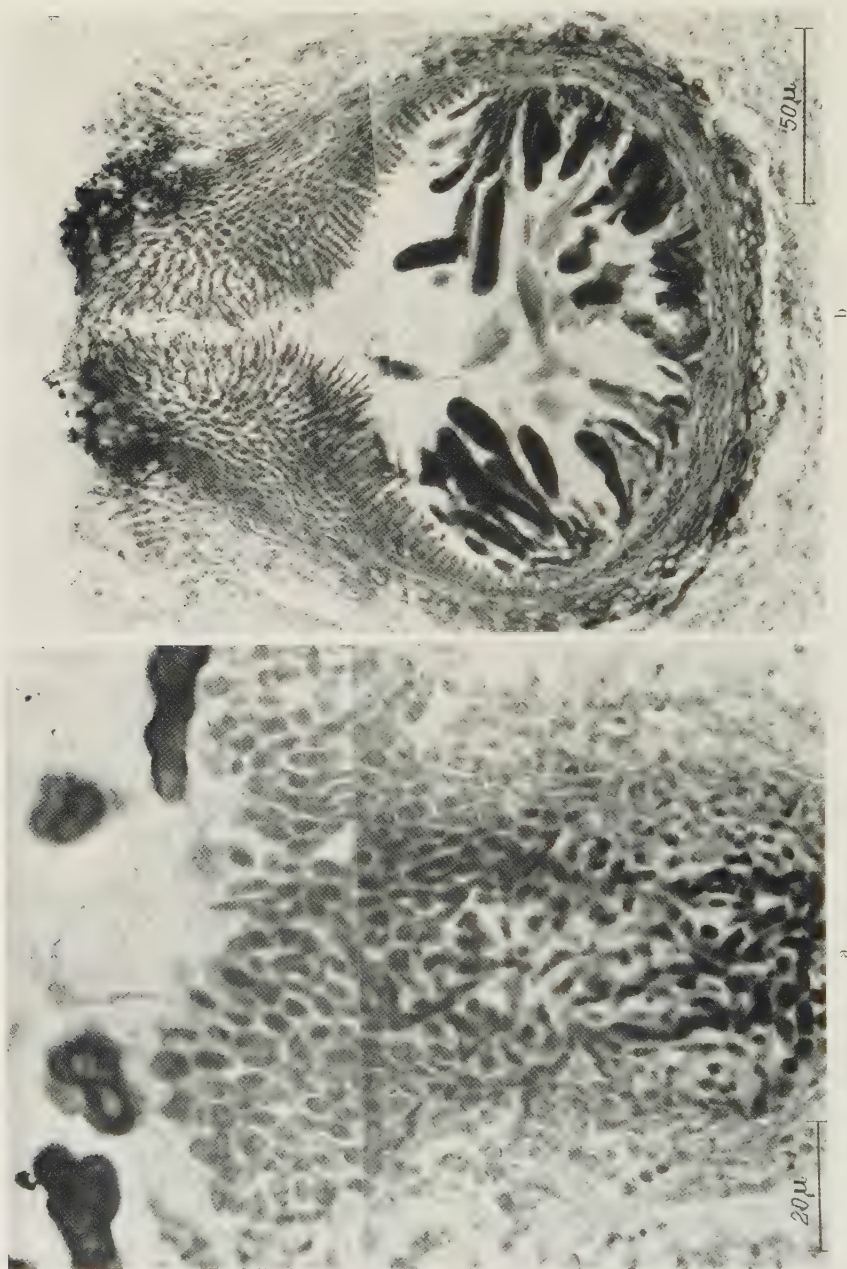


Abb. 10 a u. b. *Amphoridium calciscidum*. a Fruchtanlage mit Trichogyne; b junge Frucht zu Beginn der Sporulation

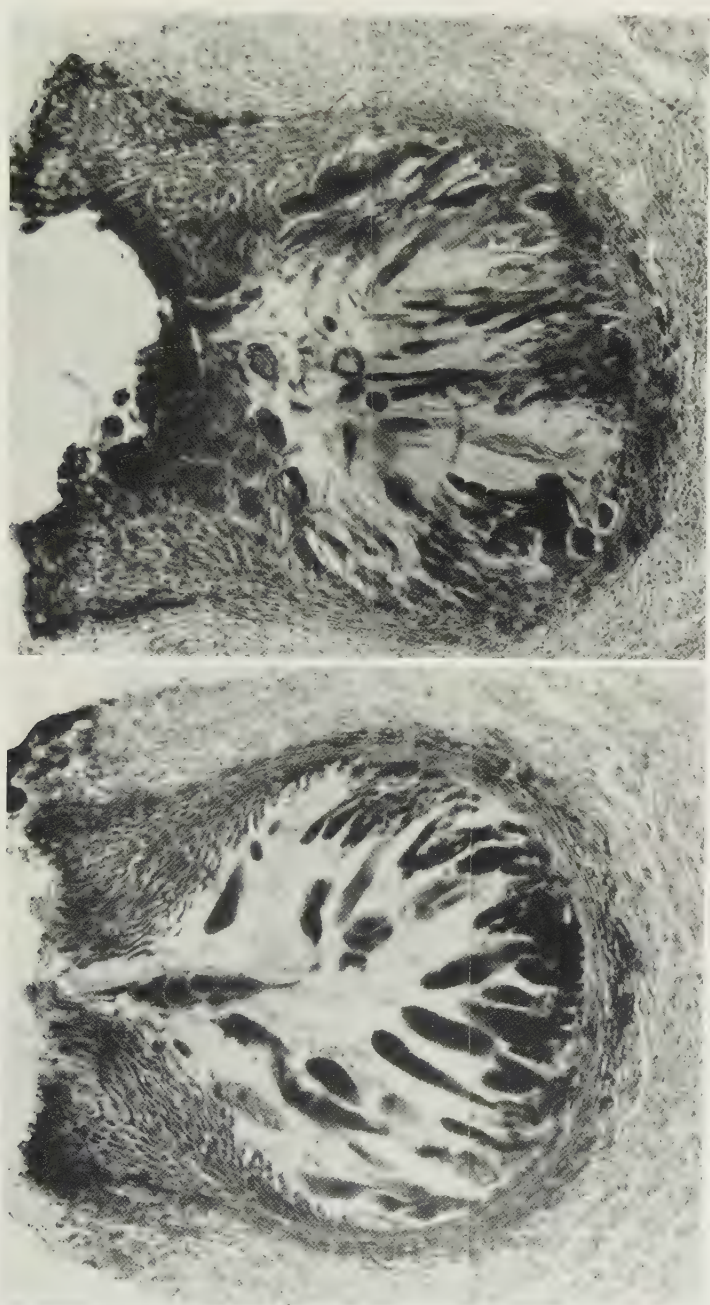


Abb. 11a u. b. *Amphoridium calciscidum*. a Frucht in optimaler Entwicklung; b alte Frucht kurz vor dem Absterben

3. Typ des *Thelidium immersum* Mudd. (Obj. 123). a) *Allgemeines.* Thallusdicke bei unserer Probe 0,3—0,9 mm. Rindenschicht ungewöhnlich dünn, etwa $5-20\ \mu$ (Schattenflechte); Algenschicht sehr ungleichmäßig, meist $50-70\ \mu$ stark. Im oberen Teil der Algenschicht, also fast an der Thallusoberfläche, beginnt die Entwicklung der Früchte.

b) *Die Entwicklung der Carpogone.* Das Carpogon läßt sich erkennen als mehr oder weniger kugelige Anhäufung plasmareicher, etwa isodiametrischer Zellen zwischen den Algen einer Algengruppe oder zwischen Algengruppen. Das Zentrum liegt dabei meist nur $30-35\ \mu$ von der Oberfläche entfernt (Abb. 12a).

Der dichte Knäuel wächst heran, schiebt Algen und Hyphen des Thallus auseinander und legt eine zwei- bis dreischichtige Hülle an, mit der er bis zur Thallusoberfläche vordringt (Abb. 12b).

c) *Die Entwicklung der Ascogone.* Das dergestalt angelegte Gehäuse wächst heran zu einer Höhe von rund $100\ \mu$ und einem Querdurchmesser von $60-80\ \mu$; seine Wand wird meist fünf- bis siebenschichtig. Die Gestalt der Hülle ist krugförmig und schließt oben mit einem plectenchymatischen Komplex ab.

Einzelne Lagen des oberen Gehäuseteils beginnen sich bereits zu schwärzen, während sich das bislang dichte Innere auflockert. Es besteht nun aus einem lockeren Netzwerk verzweigter, offensichtlich anatomosierender Hyphen (Zellen plasmaarm, $3-6 \times 1\ \mu$) und aus einzelnen Nestern plasmareicher Zellen ($3-5 \times 2,5-5\ \mu$), den Ascogonen, die sich in plasmaarme Trichogynen fortsetzen. Die Trichogynen verschwinden im Plectenchym des Mündungsteils der Fruchtanlage, überschreiten deren Oberfläche aber nicht. Ihre nähere Untersuchung ist somit äußerst schwierig (Abb. 12c).

d) *Die Differenzierung des Fruchtkerns.* Während die Fruchtanlage weiter ziemlich gleichmäßig an Höhe und Breite zunimmt, zerfließt das Netzwerk im Inneren, das wohl als Gesamtheit der Paraphysen aufgefaßt werden darf. In den rasch an Größe zunehmenden Hohlraum hinein sprossen die Periphysen und erfüllen ihn fast ganz (Abb. 12d). Am Grund bildet sich ein Subhymenium heran, das sich üppig entwickelt; es dringt zwischen die Periphysen, welche wegen des kräftigen Breitenwachstums der jungen Frucht wie vor einem Keil auseinanderweichen (Abb. 12e). Es bilden sich zahlreiche kleine Asci, die allerdings teilweise wieder zerfallen. In diesem Stadium ist die junge Frucht auf über $200\ \mu$ Höhe und $150-180\ \mu$ Breite herangewachsen (Abb. 12f).

e) *Die Reifung der Frucht.* Die Reifungsphase des Peritheciums beginnt mit der Bildung der Sporen in den Asci. Bei diesem Objekt wurde der einzige vierkernige Ascus gefunden.

Die Frucht erhält ihre Mündung durch einfaches radiales Auseinanderweichen (*tangentiales* Wachstum) des apikalen Plectenchyms an der

entsprechenden Stelle unter weiterer Verdickung und Bräunung der Gehäusewand. Auch die übrigen Teile der Frucht nehmen an Ausdehnung zu, bis das Excipulum schließlich eine Höhe von 320—400 μ und eine Breite von 320—450 μ erhält (Abb. 12g).

f) *Das Absterben der Frucht.* Das Altern setzt auch hier ein mit dem Verquellen von Periphysen und Hymenium. Häufig entsteht eine struk-



Abb. 12a–g. *Thelidium immersum*. Entwicklung der Frucht (vgl. Text)

turlose Masse, welche die ganze Frucht ausfüllt; meist aber bleibt ein krugförmiger Hohlraum, der umschlossen ist vom nun ganz kohlrig gewordenen Gehäuse. Dieses fällt ganz oder in Teilen aus und hinterläßt eine grubige Vertiefung im Stein. Diese Vertiefung ist allerdings nicht so tief, wie es die Höhe der voll entwickelten eingesenkten Frucht erwarten ließe, weil diese im Laufe ihrer langen Entwicklung aus dem Substrat und damit aus dem Thallus etwas herausgewittert ist. Vergl. hierzu die folgende Art!

4. Typ der *Verrucaria dufourii* DC. (Obj. 11). a) *Allgemeines.* Thallus 0,5 bis 1,0 mm dick, voll endolithisch. Rindenschicht etwa 40—70 μ stark; sie stirbt nach oben zu allmählich ab. Unter ihr folgt eine 80—120 μ mächtige Algenzone.

Etwa in ihrer unteren Hälfte, meist in 90–110 μ Tiefe, entwickeln sich die Fruchtpremordien.

b) *Die Entwicklung der Carpogone.* Die jüngsten erkennbaren Anlagen bestehen aus Knäueln isodiametrischer Zellen von etwa 3 μ Durchmesser zwischen den Algengruppen. Sie schließen häufig auch Algen ein. Diese Knäuel schwellen auf 50 μ Höhe und 70 μ Breite an. Sie heben sich durch ihren Plasmareichtum gut gegen den umgebenden Thallus ab (Abb. 13a).

c) *Die Entwicklung der Ascogone.* Über diesem Carpogonknäuel entwickelt sich ein schwach prosoplectenchymatisches Flechtwerk plasmaarmer Hyphen, welches die ursprünglich über der Anlage liegenden Thallusteile als Epinecralschicht vor sich herschiebt. Ein Teil der in manchen Anlagen enthaltenen Algen wird in ähnlicher Weise durch Verdrängung an den Rand eliminiert, der Rest bleibt zunächst noch erhalten.

Im medianen Schnitt ergibt sich schließlich ein abgerundetes flaches Dreieck, dessen „Spitze“ thalluseinwärts gerichtet ist; das ganze Gebilde steckt wie ein Hühnerauge im Thallus. Die leicht über die Thallusoberfläche vorgewölbte Oberseite hat einen Durchmesser bis 200 μ und ist bedeckt von einer 7–15 μ starken Epinecralschicht. Die darunterliegende mächtige Anlage des Involucrellum ist im oberen, 10 μ starken Saum geschwärzt, besteht jedoch im Hauptteil aus farblosen, relativ plasmaarmen, schwach gestreckten Zellen von etwa $4-8 \times 2,5-5 \mu$ Größe (Abb. 13b). Hier eingeschlossene Algen gehen offensichtlich rasch zugrunde; man findet verschiedentlich ihre leeren Membranen. Nur ganz am Rand vermögen sie sich noch einige Zeit am Leben zu erhalten.

Den tiefsten Teil der insgesamt 100–120 μ in den Thallus reichenden Anlage nimmt eine kugelige, etwa 50–70 μ im Durchmesser große Anhäufung sehr protoplasmareicher Zellen ein, in der sich einzelne knäuelige Ascogone abheben. Im peripheren Teil dieser eigentlichen Fruchtanlage noch vorhandene Algen erscheinen in radialer Richtung zusammengedrückt, in tangentialer aber gedehnt; sie werden offensichtlich durch das Wachstum der Anlage passiv mitverformt. Schließlich verschwinden sie ganz. Leere Algenmembranen konnten nicht sicher nachgewiesen werden.

Aus den Ascogonen wachsen durch die darüberliegenden, als Involucrellumanlage zu deutenden Schichten schlanke Trichogynen bis knapp über die Oberfläche der Epinecralschicht empor (Abb. 13c und 14). An keiner der knapp hundert beobachteten Trichogynspitzen konnte mit Sicherheit ein Spermatium beobachtet werden, obgleich der Thallus reichlich Pykniden führt.

d) *Die Differenzierung des Fruchtkerns.* Die Entwicklung des Hymenium konnte leider nicht an einer lückenlosen Reihe verfolgt werden.

Die ganze Anlage wächst nicht wesentlich in die Tiefe, sondern in die Breite und Höhe. Dadurch ragt sie immer mehr aus der Thallusoberfläche hervor und verliert ihre Epinecralschicht (Abb. 13d). Das junge Involverellum wird allmählich bis zum Excipulum schwarz.

e) *Die Reifung der Frucht.* Die junge Frucht überragt den Thallus schließlich um etwa 200μ und besitzt einschließlich Involverellum



Abb. 13a—e. *Verrucaria dufourii*. Entwicklung der Frucht (vgl. Text)

einen Durchmesser von rund 600μ . Der Innendurchmesser des Excipulum liegt bei $200\text{--}250\mu$, die Gesamthöhe der Frucht vom Boden einschließlich Hypothecium bis zum Ostiolum bei $250\text{--}270\mu$ (Abb. 13e).

Die Sporenbildung verläuft wie bei den geschilderten Arten. Im Laufe der weiteren Entwicklung kommt es auch hier zu einer Erweiterung der Mündung durch tangenciales Wachstum des Gehäusehalses, wobei auswärtsgewendete, anscheinend verklebte Periphysen die Weite des Porus annähernd konstant halten.

f) *Das Absterben der Frucht.* Das Altern der Frucht zeigt sich auch hier an durch häufige Degeneration der Asci, Verquellung der Periphysen und schließlich auch des Hymenium. Es fällt dabei auf, daß die alten Früchte dem Thallus meist nur aufsitzen, selten schwach eingesenkt

sind, ja, daß manche sogar bereits an der Basis höher liegen als das allgemeine Niveau der Rindenoberfläche. Diese Erscheinung, die sich mit gewissen Unterschieden auch bei anderen Arten findet, spricht für ein hohes Alter der absterbenden Frucht. Sie leistet augenscheinlich der Verwitterung stärkeren Widerstand als das Substrat mit dem Thallus.

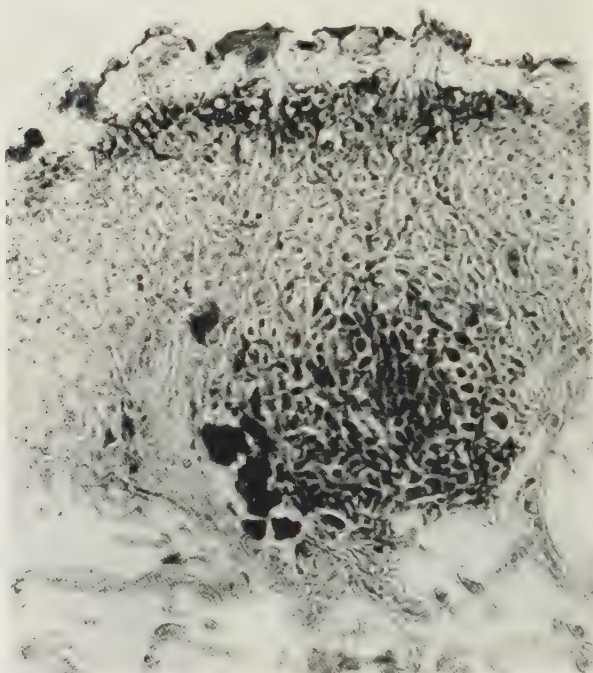


Abb. 14. *Verrucaria dufourii*. Fruchtanlage mit Ascogonen, Trichogynen und Involucrellum

Weiter ist daraus zu schließen, daß auch die obersten Thallusschichten sich in das ursprüngliche Substrat eingehohlet haben. Wäre der Kalk, in welchem sie liegen, ein Abscheidungsprodukt der Hyphen, müßten die Früchte eher vom Thallus überwachsen werden.

Ein besonderer Verschluß der entleerten Frucht wurde nicht beobachtet. Das Involucrellum und die Reste des Excipulum zerfallen; es bleibt keine Vertiefung im Substrat zurück. Der einzige Hinweis auf das frühere Vorhandensein einer Frucht ist das (zeitweilige?) Fehlen von Algen in einem Thallusfleck.

Bei dem langsamen Wachstum der Flechten und ihrer Früchte darf es nicht wundernehmen, daß die oberflächliche Auflösung des Substrats sich bei den endocalcinen Flechten im anatomischen Befund bemerkbar

macht. WAGNER (1950, S. 38) gibt den jährlichen Verlust des Weißjuras der württembergischen Alb durch Lösung mit ungefähr $100\,000\text{ m}^3$ Kalk an, was einer flächenhaften Abtragung von etwa $1/70\text{ mm}$ pro Jahr entspricht; die Hauptauflösung finde zwar nicht auf der freien Oberfläche, sondern auf Spalten und in Höhlen statt. Der flechtendurchsetzte Kalk ist aber der Lösung in erhöhtem Maße ausgesetzt. Wenn wir den angegebenen Wert für unsere Durchschnittsstandorte verallgemeinern, aber für die offen daliegende Oberfläche wegen der raschen Austrocknung nur ein Drittel des Lösungswertes annehmen, so kommen wir immerhin noch auf eine jährliche Thallusabtragung von etwa $5\text{ }\mu$; dieser Betrag stimmt in der Größenordnung mit dem aus der Thallusentwicklung erschlossenen Betrag überein. Selbstverständlich schwankt dieser Wert je nach Flechte, Substrat und Mikroklima innerhalb weiter Grenzen.

5. Typ des *Staurothele meylanii* B. d. Lesd. (Obj. 74). a) *Allgemeines.* Bei dieser Art interessiert besonders die Bildung der Hymenialgonidien. Der Thallus ist bei unserer Probe meist nur $0,3\text{--}0,4\text{ mm}$ dick, dünnrindig ($10\text{--}30\text{ }\mu$ Rindenstärke), er besitzt jedoch eine bis $100\text{ }\mu$ starke Algenschicht.

b) *Die Entwicklung des Carpogons.* Die Carpogone liegen etwas tiefer, verhalten sich in Bau und Entwicklung aber durchaus wie bei *Thelidium immersum*: Auch hier entstehen die Primordien in oder zwischen den Algenknäueln des Thallus (Abb. 15a). Es fällt auf, daß schon die ersten Anlagen wie auch die späteren Stadien in allen Teilen die der anderen untersuchten Arten an Größe übertreffen.

c) *Die Entwicklung der Ascogone.* Dem genannten Typ entspricht auch die Bildung der Ascogone. Verschieden ist nur die Einbeziehung der Algen in den Gang der Fruchtentwicklung (Abb. 15b). Bei dem kräftigen Wachstum der Anlage werden zahlreiche Algen in den Knäuel mit eingeschlossen, und zwar sowohl ins ascogonbildende Innere, wie auch in die hier sehr starke (plasmaarme) Umhüllung. Im Thallus liegen die Algen gruppenweise und besitzen einen Durchmesser des Protoplasten von meist $6\text{--}10\text{ }\mu$. Im lockeren Netzwerk (der Paraphysen?) über den Ascogonen liegen sie einzeln und weisen einen mit zunehmendem Alter der Anlage immer kleineren Durchmesser auf, zur Zeit der Optimalentwicklung der Ascogone noch etwa $3\text{--}5\text{ }\mu$. Die in der Umhüllung eingeschlossenen Algen sind deutlich größer, noch kugelig, mit einem Durchmesser von $4\text{--}7\text{ }\mu$.

d) *Die Differenzierung des Fruchtkernes.* Auch hier besteht kein nennenswerter Unterschied zu *Thelidium immersum*, wenn man von der mächtigen Entwicklung der Gehäusewand absieht. Zu Beginn der Hymeniumentwicklung, wenn sich der Hohlraum durch Verschleimen des Inhalts und Wachstum der Wand bildet, erreicht der Durchmesser der Hymenialgonidien den endgültigen Durchmesser von $3\text{--}4\text{ }\mu$. Die in die Gehäusewand eingeschlossenen Algen verschwinden ziemlich rasch: Sie

werden flachgedrückt, verlieren ihren relativ hohen Plasmagehalt und werden so in der Umgebung unkenntlich (Abb. 15c).

e) *Die Reifung der Frucht.* Wachstum der Frucht, Bildung des Thecium und Öffnung der Mündung verlaufen ganz wie im genannten Fall. Bei der Reife hat die Frucht einen Durchmesser von 350—500 μ ,

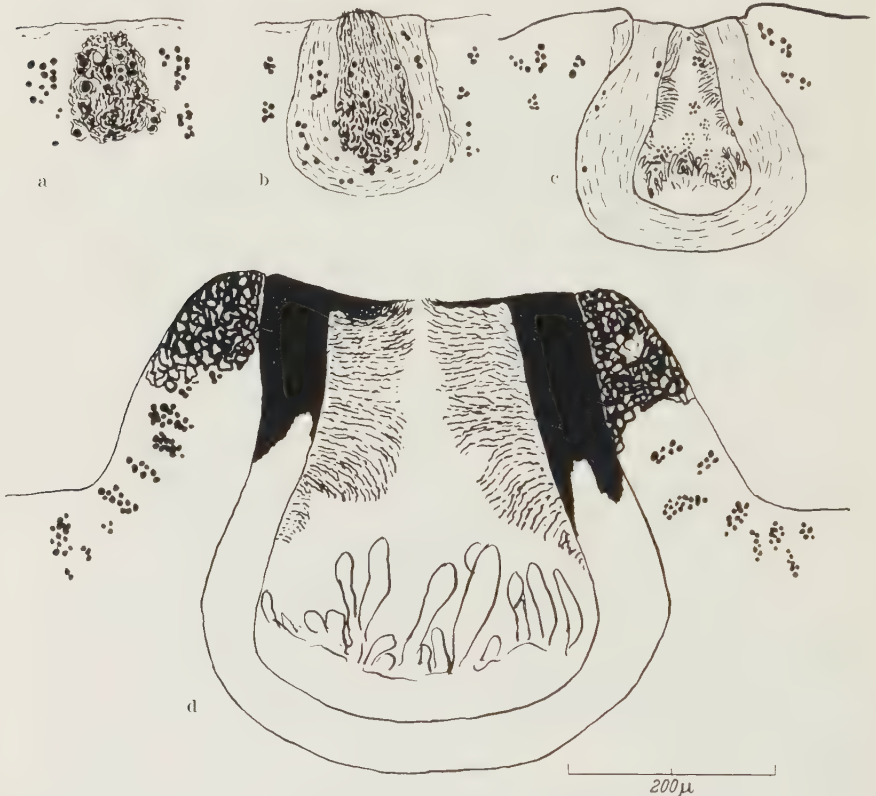


Abb. 15a—d. *Staurothele meylanii*. Entwicklung der Frucht (vgl. Text)

eine Höhe von 400—650 μ , fällt also durch ihre Größe auf (Abb. 15d). In der Region des Hymenium und des unteren Teils der Periphyten weisen die Hymenialgonidien einen Durchmesser von 3—4 μ auf. In der Nähe der Mündung aber finden sich auch zwischen den Periphyten gelegentlich einzelne größere Algenzellen, welche freilich den Durchmesser der Thallusalgen nicht erreichen. Vielleicht darf daraus geschlossen werden, daß der Anreiz zur Verkleinerung und damit zur Bildung der Hymenialgonidien von den Ascogonen bzw. vom Hymenium ausgeht, vielleicht auch daß die Thallusalgen in der Hyphenumklammerung zu verstärktem Größenwachstum angeregt werden.

Je nach der Art des Substrats sehen die Früchte recht verschieden aus. Vgl. hierzu Abschnitt f des folgenden Kapitels!

f) *Das Absterben der Frucht.* Der Alterungsvorgang beginnt mit der Schwärzung des Gehäuses, das bei jungen Früchten nur teilweise und in einer dünnen Schicht gefärbt ist. Das Absterben und Ausbrechen der Staurotheliefrüchte scheint ziemlich rasch zu erfolgen; da diese Probe nur wenig über der Mittelwasserlinie des Lechs in einem schluchtartigen Tal mit großem Gefälle gesammelt worden ist, nimmt das rasche Verschwinden nicht weiter wunder. An der Stelle der wohl vom Hochwasser erodierten Früchte bleiben Gruben im Thallus, in denen sich oft Hunderte von Sporen und wohl Tausende von Hymenialgonidien ansammeln. Keimende Sporen wurden dabei nicht beobachtet, dagegen finden sich häufig Hymenialgonidien in Teilung.

Bei der stark abschleifenden Wirkung dürften Hochwässer die Gruben bald zum Verschwinden bringen.

III. Variation der Frucht

1. **Lage zum Thallus.** Bei der Mehrzahl der untersuchten Flechten bleibt die Lage der reifen Frucht innerhalb des Thallus in etwa so, wie es der Entwicklung aus der Anlage entspricht. Stärkere Unterschiede in diesem Punkt fallen bei großfrüchtigen Verrucarien mit kräftigem Involverellum auf; sie sind altersbedingt (Abschn. f).

2. **Variabilität des Excipulum.** Variationen der *Fruchtform* lassen sich, soweit nicht Mißbildungen vorliegen, zum größten Teil auf Altersunterschiede zurückführen. Weitaus geringer sind die Unterschiede zwischen etwa gleichaltrigen Früchten (Abb. 16).

Die *Stärke der Fruchtwand* (das Excipulum) schwankt innerhalb ziemlich enger Grenzen; bei *Protobagliettoa parmigera* ist sie unten 8—12 Zellschichten (15—20 μ) dick. Dabei ist die Abgrenzung gegen das Subhymenium nicht scharf. Die Hyphen, welche zum Thallus gehören, der Frucht jedoch unmittelbar anliegen, heben sich durch Form, Anordnung und Färbbarkeit der Zellen gut ab.

Die *Schwärzung des Excipulum* tritt bei vielen Arten als Alterserscheinung der Früchte auf, bei anderen gehört sie zum normalen Entwicklungsengang und tritt schon früh, mitunter lange vor der Sporulation ein.

3. **Variabilität des Ostiolum.** Der Mündungsteil ändert sich in Gestalt, Weite und Färbung in besonders starkem Maße, doch sind diese Änderungen außerordentlich bezeichnend für das relative Alter der Perithezien.

Bei *Thelidium immersum* und *Amphoridium calcisedum* erweitert sich allmählich der Durchmesser des Gehäusehalses, anscheinend durch



Abb. 16a—d. Variation von Früchten etwa gleichen Alters. a und b *Protobagiettoa*, c *Amphoridium*, d *Verrucaria*

tangenciales Wachstum, wobei durch Periphysen der Porus weiterhin eng gehalten wird. Vor allem bei alten und großen Früchten kann der Hals von oben her abgetragen werden und daher verkürzt erscheinen. Bei *Verrucaria dufourii* und *Protobagliettoa parmigera* bleibt im allgemeinen die Weite der Mündung konstant, weil sie durch das Involucrellum geschützt ist, und die Öffnung der Frucht durch vertikales Wachstum erreicht wird.

Je nach den Umweltsverhältnissen und sonstigen Gegebenheiten kann das Ostiolum aus der Thallusoberfläche hervorragen, mit ihr in gleicher Ebene liegen oder eingesenkt sein.

4. Variabilität der Periphysen. Auch die Periphysen erfahren im Lauf der Perithezienentwicklung ein wechselvolles Schicksal. Bei jungen Früchten bedecken sie vor der Differenzierung des Hymenium bis über drei Viertel der inneren Oberfläche des Excipulum; sie sind hier kurz, wenigzellig und gegen die Spitze zu verschmälert. Mit fortschreitender Entwicklung wird der Anteil der von Periphysen bedeckten Fläche durch Vergrößerung des Hymeniumanteils geringer, er sinkt unter die Hälfte. Kurz nach Beginn der Sporulation mag die optimale Entwicklung in bezug auf Menge und Länge der Periphysen erreicht sein. Bei alten Früchten, vor allem bei denen, deren Mündung nicht durch ein Involucrellum geschützt ist, werden die Periphysen teils von oben her erodiert, zum anderen Teil für die Schließung des zu stark erweiterten Porus verbraucht. Hier sinkt ihr Anteil weiter und erreicht in manchen Fällen durch vollständige Verquellung den Wert Null. Dennoch eignen sich Form und Abmessung der Periphysen für taxonomische Zwecke, wenn nur darauf geachtet wird, daß die Untersuchung an den zahlenmäßig meist weitaus überwiegenden Früchten der optimalen Entwicklungsphase vorgenommen wird.

5. Variabilität des Involucrellum. Im Normalfall variiert das Involucrellum nur wenig, seine dichte und oft kohlige Beschaffenheit machen es gegen Abtragung ziemlich widerstandsfähig. Lage und Ausdehnung sind bei nicht zu alten Perithezien überaus einheitlich, zumal dort, wo das Involucrellum groß, breit und oberflächennah angelegt wird und deshalb vor den Fährnissen (Verbiegung und Einreißen) einer vertikalen Verschiebung bewahrt bleibt. Unter den nachfolgend angeführten Bedingungen kann es jedoch zu einer scheinbar exzessiven Variation kommen.

6. Vorherrschen bestimmter Altersstufen. Es fällt bei allen Schnittserien auf, daß die einzelnen Entwicklungsstadien nicht in etwa gleicher Häufigkeit vorkommen, sondern daß bestimmte Stadien massenhaft erscheinen, andere dagegen ganz oder fast ganz fehlen. Ein Beispiel dieser Art gibt uns *Protobagliettoa sp.* (Obj. 120), die *Pr. parmigera* nahesteht.

Der Thallus weist sehr zahlreiche Früchte auf, die fast ausschließlich zu zwei ganz eng umschriebenen Stadien gehören. Das jüngere ist in der optimalen Phase kurz nach Beginn der Sporulation (Abb. 17a—m). Oft hebt sich das Ostiolum weit über die Thallusoberseite empork: dies ist



Abb. 17 a—u. *Protobagiettoa* sp. a—m jüngere, n—u ältere Früchte

auf das vertikale Wachstum des Fruchthalses zurückzuführen, also ein Jugendmerkmal. Das ältere, nicht so häufige Stadium zeigt die Früchte kurz vor dem Ende der Sporenbildung oder während des Absterbens: immerhin enthält ein Teil der Früchte noch Sporen. Diese Früchte stehen nicht mehr über die Thallusoberfläche hervor, sie besitzen auch keinen langen Halsteil mehr, die Periphysen sind zum größten Teil degeneriert und das Involucellum (patens), das bei der jungen Frucht klein, aber deutlich entwickelt ist, ist hier meist völlig verschwunden (Abb. 17 n—u). Bestimmer, die nur eine oder wenige Früchte unter-

suchen, können u. U. zu verschiedenen Ergebnissen kommen, weil sie die recht verschieden gestalteten Früchte jeweils für „die Frucht“ schlechthin halten.

Wäre der zeitliche Abstand dieser beiden Fruktifikationsphasen noch größer, würde man nur einen sporulierenden Fruchttyp antreffen. Wird von einem solchen Thallus eine Probe zu Beginn, eine andere gegen Ende der Sporulation gesammelt, so findet der Untersucher innerhalb jedes Belegs eine geringe Variation, zwischen beiden aber deutliche Unterschiede. Im Extremfall könnten demnach Teile eines Individuums als verschiedene Taxa aufgefaßt oder gar beschrieben werden. Es ist daher nötig, in allen Fällen die Optimalphase der Entwicklung zu studieren und der Bestimmung (oder Beschreibung) zugrunde zu legen.

Das fast regelmäßige Vorherrschen bestimmter Lebensalter legt die Frage nach dem *Rhythmus* nahe, in welchem die Fruchtbildung stattfindet. Es ist bereits dargestellt worden, daß Flechtenfrüchte offensichtlich ein hohes Alter erreichen. Treten also derart stark voneinander geschiedene Fruchtgenerationen auf, so ist anzunehmen, daß es nicht alljährlich (mindest nicht in diesem Fall) zu einer Fruchtbildung kommt.

Eine jahreszeitliche Bindung in der Bildung der Ascogone konnte nicht gefunden werden, doch treten sie in den von August bis November gesammelten Proben häufiger auf als in zu anderen Zeiten angebrachten Stücken. Freilich wurden Ascogone auch im Frühjahrsmaterial gefunden; andererseits liegen schöne Proben vom Herbst vor, die überhaupt keine frühen Stadien der Fruchtentwicklung aufweisen.

Das vorliegende Material gestattet den Schluß, daß an extremen Standorten wachsende Thalli seltener zur Fruktifikation gelangen. Als extreme Standorte kommen in Frage Kalkblöcke im tiefen Waldesschatten und, in noch stärkerem Maße sonnendurchglühte Kalkfelsen am Wüstenrand. Ein Teil meiner endolithischen Flechten von El Kantara (Algerien, Dep. Constantine) ist überhaupt steril und damit unbestimmbar; die Oberfläche läßt gelegentlich kleine Gruben erkennen. Es läßt sich hier zwar nicht beweisen, daß diese Gruben von ausgefallenen Früchten herrühren; ist es jedoch so, dann ist das ein Hinweis dafür, daß diese Flechten vielleicht einmal in Jahrzehnten zur Sporenbildung kommen.

Sicherlich sind die Fruchtprimordien gegen Austrocknung und Erhitzung besondes im feuchten Zustand empfindlicher als Thallus und Sporen. Die Resistenz dieser immerhin weitaus robusteren Flechten-teile ist uns durch THOMAS (1939) und LANGE (1953) bekannt. Es darf angenommen werden, daß am Standort ganz bestimmte mikroklimatische Verhältnisse herrschen müssen, wenn eine Entwicklung der Primordien sichergestellt sein soll. Das stimmt gut mit der Beobachtung überein, daß im mitteleuropäischen Material die Stadien um so geschlossener

aufeinanderfolgen, je tiefer die Primordien im Thallus und damit bei unseren Proben im Substrat liegen. Dort sind sie weniger schwankenden mikroklimatischen Bedingungen ausgesetzt als in flacher liegenden Schichten. Auch ein Vergleich mit *Lithoidea*- und *Dermatocarpon*-Arten weist auf diesen Faktor hin.

7. Variation durch Substratverschiedenheiten. Vom Grundsatz, die Variationsbreite nur innerhalb eines Individuums zu untersuchen, wurde nur in einem Falle abgewichen. Von *Staurothele meylanii* stammt eine Probe (Obj. 73) von einem grauen, dichten und widerstandsfähigen alpinen Kalkgerölle, die andere (Obj. 74) von anstehendem, ziemlich weichen Tonmergel. Beide wurden am selben Standort, Lechschlucht bei Roßhaupten, am gleichen Tag in unmittelbarer Nachbarschaft aufgenommen und in derselben Serie verarbeitet. Über den Standort und seine Flechten vgl. KLEMENT (1956).

Die Entwicklung der Frucht verläuft bei dieser Art in beiden Proben bis zur Reife in der angegebenen Weise gleich.

Auf dem widerstandsfähigen Substrat bleiben die Früchte eingesenkt, sie erheben sich mit der Mündung nur wenig über die Umgebung. Rinden- und Algenschicht des Thallus umschließen den Hals der Frucht; deren Hohlraum liegt darunter. Die Abtragung der Gesteinsoberfläche und damit die Tieferlegung des Thallus erfolgt langsam und die Früchte durchlaufen ihre volle Entwicklung, bevor Algen- und Rindenschicht bis zur Wölbung der Frucht eingesunken sind (Abb. 18a—f).

Auf dem weniger widerstandsfähigen Substrat aber erfolgen Erosion und Tieferlegung des Thallus rasch, besonders wohl durch die Hochwässer, denen diese Pegelflechten regelmäßig ausgesetzt sind. Zwischen den Früchten verlagert sich der Thallus in dem Maße tiefer, in dem das Substrat erodiert wird. Unter den kompakten großen Früchten kann die Abtragung nur äußerst gering sein; sie heben sich also mehr und mehr aus dem Thallusniveau heraus. Der den Fruchthals umschließende Thallus kann sich aber nicht weiter ins Substrat einsenken, wenn er die Oberseite des Fruchtbauches erreicht hat. Er bleibt als Kragen erhalten, verliert auch wohl seine Substratumhüllung bis auf größere Kristalle des Substrats, die durch die Hyphenumklammerung festgehalten werden. (Diese Kristalle sind oft die Ursache von Wachstumsstörungen in Thallus und Frucht.) Die nun mehr oder weniger freiliegenden Thalluselemente schwärzen sich. Die schwärzliche Umhüllung, die den Mündungsteil der Frucht umgibt, täuscht bei dicken (Hand-)Schnitten ein Involucrum (apicale) vor. Sie ist jedoch lockerer, nicht plectenchymatisch, weist mitunter noch lebende Algen auf und gibt sich durch ihre Entwicklungsgeschichte als Teil des Thallus zu erkennen (Abb. 18g—m). Da alte, aber noch sporulierende Früchte dem Thallus halb eingesenkt sind bis

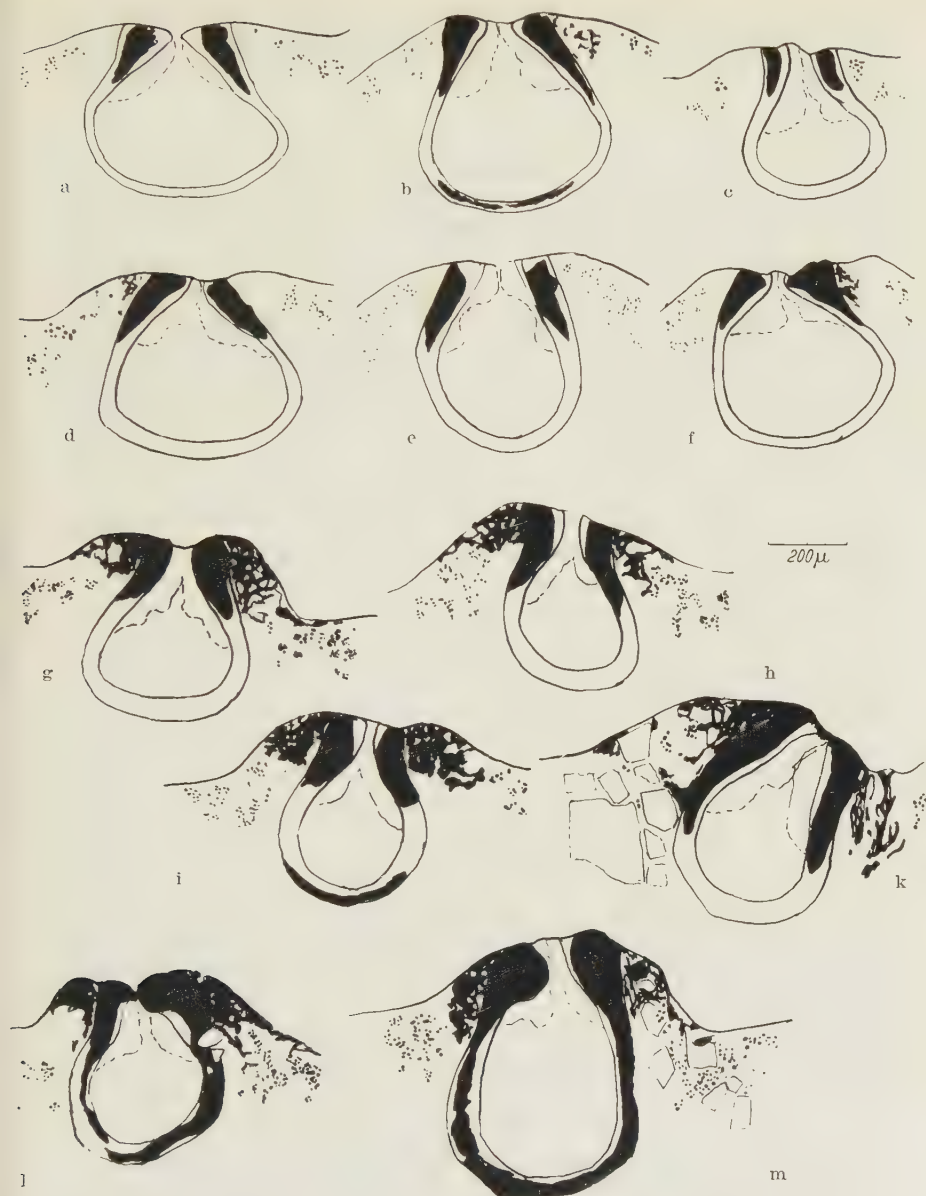


Abb. 18 a—m. *Staurothele meylanii*. a—f Früchte von widerstandsfähigem Substrat; g—m Früchte von weichem Substrat

fast aufsitzen und in dieser lockeren Umhüllung doch nur wenig Schutz finden, setzt die Schwärzung des Exocipulum kräftiger und früher

ein als bei den Früchten im widerstandsfähigen Substrat. Wie aus der Abb. 14 leicht abzuleiten ist, liegt auch hier die Gefahr einer Einordnung unter zwei verschiedenen Species nahe.

IV. Abnormale Bildungen

Ausgesprochene Terata (GRUMMANN 1954) kommen bei den Früchten der untersuchten Flechten verhältnismäßig selten vor.

Fehlschlagende Fruchtanlagen treten bei allen Arten auf, doch sind sie im allgemeinen um so häufiger anzutreffen, je flacher die Anlagen unter der Gesteinsoberfläche liegen; das gilt auch innerhalb eines Thallus. Es dürfte sich hier um eine Folge des Mikroklimas handeln. Flechten extremer Schattenlagen haben eine geringere Densität, aber normale Früchte (bei entsprechenden *Dermatocarp*en ist dagegen der Fruchtkern degeneriert).

Gestörte Entwicklung kann, ohne erkennbaren Anlaß, zu einem doppelten Hohlraum mit geteiltem Hymenium in einer Frucht führen. Mitunter sind in der Gehäusewand oder unter dem Subhymenium Pykniden anzutreffen. Bei einer nordafrikanischen Probe bildet sich oft aus einer Anlage oben ein Pyknidium, unten ein Perithecium: nähere Beziehungen waren aber nicht nachzuweisen. Bei einzelnen Früchten, zumal solchen mit ausbrechender Mündung, versagt die Öffnung und die Sporen bleiben eingeschlossen.

Passive Deformation tritt bei inhomogenem Substrat auf, etwa wenn Kristalle in eine amorph erscheinende Grundmasse eingelagert sind. Beim Wachstum kann es zur Dehnung, Stauchung oder, bei einseitiger Störung, zur Kippung der Frucht kommen.

Regenerationsformen treten im Vergleich zu *Arthopyrenien* sehr selten auf; offensichtlich ist das Regenerationsvermögen der *Verrucariaceae* s. l. nur gering. Es scheint sich auf den Mündungsteil der Frucht zu beschränken. Gelegentlich wird allerdings eine weiterreichende Regeneration vorgetäuscht, wenn sich unter dem Boden der alten Frucht eine neue Anlage entwickelt, bevor das alte Gehäuse eliminiert ist. Es entsteht der Eindruck, als regeneriere der Boden der Fruchtwand einen neuen Fruchtkern.

V. Auswertung

1. *Häufigkeit der Stadien.* Wenn wir versuchen wollen, die relative Dauer der einzelnen Entwicklungsabschnitte durch statistische Betrachtung der Stadien zu ermitteln, so dürfen wir das nur an Hand des Gesamtmaterials, weil in den einzelnen Proben bestimmte Stadien aus jahreszeitlichen Gründen vorherrschen können, auch wenn sie nicht lange andauern.

Danach entwickeln sich die Carpogonknäuel sehr rasch, während sich die Ascogone über einen langen Zeitraum hin bilden. Die Differenzierung des Fruchtkerns erfolgt in kürzerer Zeit, doch nimmt das Heranwachsen der Frucht auf die endgültige Größe und die Bildung des Ostiolum längere Dauer ein. Weitaus am längsten währt die Sporulationsperiode, während der erst langsamer, dann rascher die Halspartie des Excipulum abgetragen wird. Die Degeneration des Fruchtkerns und der Verschluß des Gehäuses erfolgen rasch, während die Plombierung des Thallus längere Zeit beansprucht. Demnach ist also die Wahrscheinlichkeit, ein optimales Stadium anzutreffen, ziemlich groß.

2. Erkennung des Alters einer Frucht. Auch während der Sporulationsperiode macht die Frucht eine Reihe charakteristischer Veränderungen durch, die es gestatten, ihr relatives Alter zu erschließen; umgekehrt lassen sich auch fehlende Stadien auf Grund eben dieser charakteristischen Veränderungen ergänzen. Zur Altersbestimmung einer Frucht können herangezogen werden:

Entwicklung des Ostiolum. Grad der Abtragung und Durchmesser.

Form des Excipulum. Die Frucht wächst nach Beginn der Sporulation noch in die Breite.

Periphysen. Die Ausdehnung des Periphysenbewuchses nimmt ab.

Vitalität. Der Plasmagehalt (Färbbarkeit) des Subhymeniums und die Menge der jungen Asci im Hymenium werden geringer.

Schwärzung des Excipulum. Die Schwärzung ist artspezifisch, wird aber stets mit dem Absterben der Frucht erst beendet.

Lage innerhalb des Thallus. Besonders bei großen Früchten ist ein deutliches „Herauswachsen“ aus dem Thallus zu erkennen; junge Früchte sind mehr eingesenkt, alte mehr aufsitzend.

3. Taxonomische Folgerungen. Alle Beschreibungen sollen sich auf Früchte in optimaler Entwicklungsphase beziehen. Dazu ist es nötig, den Entwicklungsgang wenigstens in etwa festzulegen. Außerdem müssen Substrat- und Mikroklimaeinflüsse entsprechend berücksichtigt werden.

Merkmale mit geringer Altersvariation. Involucrellum integrum und I. dimidiatum, in geringerem Maße I. apicale und patens; Excipulum (Wandstärke) ohne Hals- und Mündungsteil; Sporenmerkmale; Lage innerhalb des Thallus, besonders bei kleinen Früchten.

Merkmale mit mittlerer Altersvariation. Excipulum (Form und Größe); Ausdehnung des Hymeniums in der Frucht; Lage zum Thallus bei weichem Substrat.

Merkmale mit großer Altersvariation. Ostiolum (Lage und Weite); Periphysen. Auch diese Merkmale lassen sich aber gut verwenden, wenn man sich jeweils auf Früchte etwa gleichen Alters bezieht.

4. **Phylogenetische Folgerungen.** Die bisherigen Versuche, die *Verrucariaceae* s. lat. systematisch zu gliedern, stützen sich hauptsächlich auf morphologische und anatomische Untersuchungen. Die Schwierigkeiten, das erforderliche Material in allen Entwicklungsstadien zu erhalten, stehen den mikrotechnischen Problemen in keiner Weise nach. Es ist daher verständlich, daß entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen auf breiter Basis und an einer größeren Zahl von Arten noch ausstehen. Gerade sie aber wären dazu imstande, die systematische Anordnung und

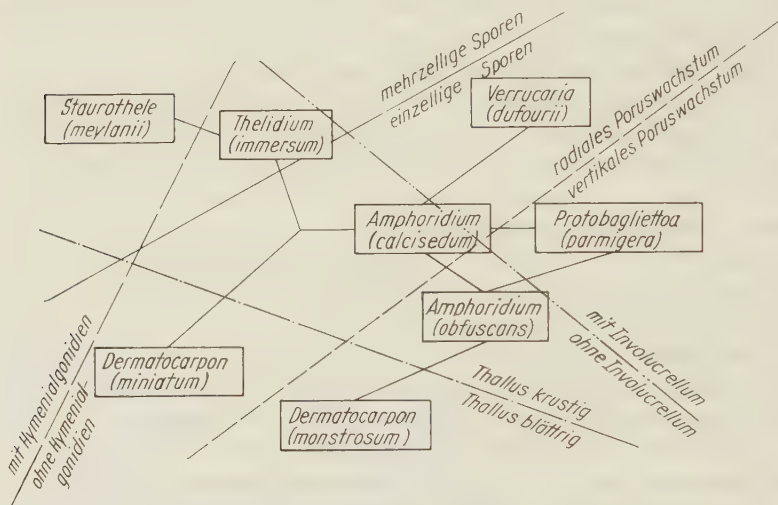


Abb. 19. Schema zur Entwicklungsgeschichte der *Verrucariaceae* s. l.

Gliederung der einzelnen Taxa zu stützen und damit ein natürliches, also phylogenetisches System innerhalb der phyletisch einheitlichen Teile der Flechten zu erarbeiten.

In diesem Zusammenhang erhält das Involucrellum eine besondere Bedeutung. Das Involucrellum der *Verrucaria dufourii* ist schon vor der Bildung der Ascogone angelegt. Bei *Protobaglietta parmigera* bildet es sich anders und später, aber noch vor der Differenzierung des Fruchtkerns. In der Entwicklung von *Amphoridium calcisedum* taucht während der Differenzierung des Fruchtkerns an der Oberseite der Anlage eine dünne, geschwärmte Schicht auf, die alsbald wieder abgestoßen wird und kaum als Involucrellum bezeichnet werden kann. Bei einer anderen Art derselben Gattung findet sich nicht einmal diese Andeutung, ebenso bei *Thelidium immersum*. *Dermatocarpon miniatum* weicht hier kaum ab; *Staurothele meylanii* unterscheidet sich nur durch die enorme Größe der Anlagen (von den Sporen und Hymenialgonidien abgesehen). *Amphoridium obfuscans* und *Dermatocarpon monstrosum* folgen einem

Entwicklungstyp, der zwischen dem von *Protobagliettoa parmigera* und *Amphoridium calcisedum* steht.

In der Art der Entwicklung des Involucrellum bestehen also zwischen *Verrucaria* und *Protobagliettoa* erhebliche Unterschiede. Die von SERVÍT (1955) durchgeführte Trennung *Verrucaria*—*Protobagliettoa* ist entwicklungsgeschichtlich nur zu begrüßen.

Es wäre müßige Spekulation, auf Grund der zweieinhalb Dutzend untersuchter Arten von *Verrucariaceae* s. lat. phylogenetischen Konstruktionen nachgehen zu wollen. Sobald man mehrere Merkmale heranzieht, steht man vor unlösbaren Widersprüchen. Deshalb kann das gegebene Schema (Abb. 19) nur eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Zusammenstellung, keinesfalls eine phylogenetische Übersicht sein.

Zusammenfassung

1. Es ist notwendig, große Schnittserien anzufertigen, um Entwicklungsgeschichte und Variabilität der Flechten und damit die Grundlage für ein brauchbares System zu erarbeiten. Aus methodischen Gründen wurde mit endolithischen *Verrucariaceae* s. lat. begonnen.

2. Bei der Präparation werden die Elemente der Flechte durch Zelloidin verbunden, dann erst freigelegt und über Zedernholzöl in Paraffin gebracht. Zur Färbung wurde überwiegend Azan nach HEIDENHAIN, zum kleineren Teil Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN progressiv verwendet.

3. Der Thallusbau wurde vor allem auf die Brauchbarkeit zur Charakterisierung der Arten untersucht. Besondere Berücksichtigung fanden Ölhypen (Sphäroidzellen) und Protothallus.

4. Das Wachstum des Thallus findet stets gegen die Konkurrenz von Flechten oder endolithischen Algen statt.

5. Die freien Thallusränder haben ihr Vegetationszentrum (als Vegetationsscheitel bezeichnet) nicht an der Thallusoberfläche, sondern in mittlerer Tiefe; von hier aus entwickeln sich nach oben Algenschicht und Rindenschicht (mit Deckhyphen), nach unten die Marksicht.

6. In der Randzone werden fremde Algen und Pilzanflüge eliminiert. Die Thallusalgen werden durch schiebehypnenähnliche Stränge in tiefen Schichten randwärts gebracht.

7. Der Flechtenthallus wächst nicht durch Kalkumlagerung nach oben auf, sondern unterliegt der allgemeinen Abtragung. Aus radialem Wachstum und Abtrag der Deckhypphenschicht läßt sich deren numerische Größe und damit das absolute Alter von eingesenkten Flechtenfrüchten ermitteln.

8. Die Abhängigkeit des Thallusbaus vom Standort im allgemeinen, vom Substrat im besonderen wurde untersucht. Es ergab sich, daß Hyphen und Algen den Kristallstrukturen (Spaltflächen) folgen.

9. Als Modelle für die Perithezienentwicklung der untersuchten Flechten wurden beschrieben: *Protobagliettoa parmigera* Serv. (Obj. 84), *Amphoridium calcisedum* SERV. (Obj. 127), *Thelidium immersum* Mudd. (Obj. 123), *Verrucaria dufourii* DC. (Obj. 11) und *Staurothele meylanii* B. d. Lesd. (Obj. 74). Dabei wurde der Entwicklungszyklus möglichst vom Carpogon über die sporulierende Frucht bis zur Thallusregeneration (Plombierung) beschrieben.

10. Der Grad der Variabilität der Fruchtmerkmale, besonders Lage zum Thallus, Excipulum, Ostiolum, Periphysen und Involverellum, wurde zusammengestellt.

11. Die Variabilität ließ sich größtenteils auf Alters- und Substrateinflüsse zurückführen.

12. Es wurden die Möglichkeiten zur Bestimmung des relativen Alters einer Frucht aufgezeigt.

13. Für die Taxonomie ergibt sich die Möglichkeit, die optimale Phase der Fruchtentwicklung aufzusuchen oder zu rekonstruieren, und die Notwendigkeit, diese der Beschreibung zugrunde zu legen.

14. Für die systematische Gliederung der *Verrucariaceae* s. l. gibt die Entwicklungsgeschichte viele Hinweise, doch ist die Zahl der untersuchten Arten zu gering für weiterreichende Schlüsse. Vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus ist die Gliederung der *Verrucariaceae* s. lat. nach SERVÍT weitaus am besten.

Literatur

- ABBAYES, H. DES: Traité de Lichénologie. Paris 1951. 217 S. — BACHMANN, E.: Die Beziehungen der Kalkflechten zu ihrem Substrat. Ber. dtsh. bot. Ges. 8, 141—145 (1890). — Der Thallus der Kalkflechten. Ber. dtsh. bot. Ges. 10, 30—37 (1892a). — Der Thallus der Kalkflechten. Wiss. Beil. z. Progr. d. Realsch. Plauen i. V. 1—26 (1892b). — Zur Frage des Vorkommens ölführender Sphäroidzellen bei Flechten. Ber. dtsh. bot. Ges. 22, 44—46 (1904a). — Die Beziehungen der Kiesel- flechten zu ihrem Substrat. Ber. dtsh. bot. Ges. 22, 101—104 (1904b). — Die Rhizoidenzone granitbewohnender Flechten. Jb. wiss. Bot. 44, 1—40 (1907). — Die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrer Unterlage. II. Ber. dtsh. bot. Ges. 29, 261—273 (1911). — Der Thallus der Kalkflechten. II. Ber. dtsh. bot. Ges. 31, 3—12 (1913). — Ein kalklösender Pilz. Ber. dtsh. bot. Ges. 34, 581—591 (1916). — Neue Flechtengebilde. Ber. dtsh. bot. Ges. 36, 150—156 (1918a). — Wie verhalten sich Holz- und Rindenflechten beim Übergang auf Kalk? Ber. dtsh. bot. Ges. 36, 528—539 (1918b). — Der Thallus der Kalkflechten. III. Nova Acta Leop. 100, 1—80 (1919). — Über das Verhältnis der Gonidien zum Flechtenpilz. Hedwigia 64, 233—255 (1923). — Zur Gonidienvermehrung bei Flechten. Ber. dtsh. bot. Ges. 45, 308—314 (1927). — BAUR, E.: Zur Frage nach der Sexualität

der Collemaceen. Ber. dtsch. bot. Ges. **16**, 363—367 (1898). — Die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora (Jena) **88**, 319—332 (1901). — Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien. I. Bot. Ztg **62**, 21—44 (1904). — BESCHEL, R.: Flechten als Altersmaßstab rezenter Moränen. Z. Gletscherk., N.F. **1** (2), 152—161 (1950). — Lichenometrie im Gletschervorfeld. Jb. Ver. Schutze Alpenpfl. u. -Tiere **22**, 164—185 (1957). — BITTER, G.: Über das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder. Jb. wiss. Bot. **33**, 47—127 (1898). — CHOISY, M.: Sur la classification naturelle en général, sa conception, son perfectionnement, et sur celle des Lichens en particulier. Bull. mens. Soc. Linn. Lyon **23**, 131—134 (1954). — CHRISTIANSEN, S. M.: A study on the morphology of a new species of Verrucaria. Bot. Tidskr. **52**, 133—134 (1955). — ERTL, L.: Über die Lichtverhältnisse in Laubflechten. Planta (Berl.) **39**, 245—270 (1951). — FÜSTING, W.: De nonnullis apothecii lichenum evolventi rationibus. Diss. Berlin 1865. 62 S. — FÜNFSTÜCK, M.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. Diss. Berlin 1884. 20 S. — Die Fettabscheidungen der Kalkflechten. Beitr. wiss. Bot. **1**, 1, 157—220 (1895a). — Weitere Untersuchungen über die Fettabscheidungen der Kalkflechten. Bot. Unters., Festschrift f. Schwendener 341—356 (1895b). — Die Fettabscheidung der Kalkflechten (Nachtrag). Beitr. wiss. Bot. **1**, 2, 316—321 (1896). — Lichenes, allgemeiner Teil. In ENGLER-PRANTL, Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl. Leipzig 1926. 60 S. — FREY, E.: Vorarbeiten zu einer Monographie der Umbilicariaceae. Ber. schweiz. bot. Ges. **45**, 198—230 (1936). — GIBELLI, G.: Sugli organi riproduttore del genere Verrucaria. Mem. Soc. ital. Sci. nat. **1**, 1—14 (1865). — Sulla genesi degli apotecii delle Verrucariaceae. Nuovo Giorn. bot. ital. **2**, 194—206 (1870). — GRUMMANN, V. J.: Über eine einheitliche Benennung von Bildungsabweichungen bei den Flechten. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 59—68 (1954). — HOLDER, H.: Flechtenmosaik auf Kalkstein. A. d. Heimat **62**, 142—147 (1954). — KLEMENT, O.: Das Staurotheletum meylanii, eine amphibische Flechtengesellschaft. Ber. bayer. bot. Ges. **31**, 124—128 (1956). — KLEMENT, O., u. H. DOPPELBAUR: Über die Artberechtigung einiger mariner Arthopyrenien. Ber. dtsch. bot. Ges. **65**, 166—174 (1952). — KRABBE, G.: Entwicklung, Sprossung und Teilung einiger Flechtenapothecien. Bot. Ztg **40**, 1—34 (1882). — Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung Cladonia. Leipzig 1891. — LANGE, O. L.: Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. Flora (Jena) **140**, 39—97 (1953). — LINDAU, G.: Über die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Diss. Regensburg 1888. 44 S. — Über Wachstum und Anheftungsweise der Rindenflechten. Lichenol. Unters. **1**, 1—66 (1895). — MAAS GEESTERANUS, R. A.: Revision of the Lichens of the Netherlands. I. Blumea **6**, 1—199 (1947). — MATTICK, F.: Alte und neue Probleme der Lichenologie. Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 93—107 (1951). — NIENBURG, W.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Flechtenapothecien. Flora (Jena) **98**, 1—40 (1907). — Über die Beziehungen zwischen den Algen und Hyphen im Flechtenthallus. Z. Bot. **9**, 529—545 (1917). — Anatomie der Flechten. In LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie, II. Abt., 1. Teil, Bd. VI. 1926. 137 S. — POELT, J.: Systematik der Flechten. Fortschr. Bot. **17**, 220—238 (1955); **18**, 75—82 (1956). — REINKE, J.: Abhandlungen über Flechten. I, II. Jb. wiss. Bot. **26**, 1—48 (1894); III, IV. **28**, 46—160 (1895a); IV. (Schluß) **28**, 158—288 (1895b); V. **29**, 288—354 (1896). — ROMEIS, B.: Taschenbuch der mikroskopischen Technik, 14. Aufl. München u. Berlin 1943. 956 S. — SANTESSON, R.: Follicolous Lichens. I. Symb. bot. Upsal. **12**, 1, 1—590 (1952). — SCHÖMMER, F.: Kryptogamen-Praktikum. Stuttgart 1949. 492 S. — SCHWENDENER, S.: Untersuchungen über den Flechtenthallus. Beitr. wiss. Bot., C. Nägeli **2**, 108—186 (1860); II. **3**, 127—198 (1863); II. (Schluß) **4**, 161—202 (1868). — Die Algentypen

der Flechtengonidien. Progr. f. d. Rektoratsfeier d. Univ. Basel 1869. 42 S. — SERVÍT, M.: The new Lichens of the Pyrenocarpae-group. I. Stud. bot. Čech. 7, 49—111 (1946). — Species novae generis lichenum Verrucariae. Věstn. Královské České Společnosti Nauk 10, 1—20 (1947). — The new Lichens of the Pyrenocarpae-group. II. Stud. bot. Čech. 9, 67—115 (1948). — Species Verrucariacearum (Lichenes) novae vel minus cognitae. Sborník Národního Musea v Praze 5 B, Nr 9, 1—51 (1949). — The new Lichens of the Pyrenocarpae-group. III. Stud. bot. Čech. 11, 7—41 (1950a). — The new Lichens of the Pyrenocarpae-group. IV. Stud. bot. Čech. 11, 101—144 (1950b). — Novae species Italicae lichenum Pyrenocarporum. Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 64, 48—55 (1950c). — Species novae Americanae familiae Verrucariaceae. Bryol. 53, 159—162 (1950d). — Nové vodní Verrucaria. Věstn. Královské České Společnosti Nauk 4, 1—7 (1951). — Novae lichenum Pyrenocarporum species in Italia inventae. Webbia 8, 413—422 (1952a). Neue und weniger bekannte Arten der Familien Verrucariaceae und Dermatocarpaceae. Preslia 24, 345—390 (1952b). — Novae lichenum Pyrenocarporum species in Italia inventae. II. Webbia 10, 441—446 (1953a); III. Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 66, 236—249 (1953b). — Species novae Verrucariarum et generum affinium. Rozpr. Česk. Akad. Ved 63, Nr 7, 1—33 (1953c). — Lichenes familiae Verrucariacearum. Prag 1954. 249 S. — Lichenes novi. Rozpr. Česk. Akad. Ved 65, 1—54 (1955). — STAHLCKER, E.: Untersuchungen über Thallusbildung und Thallusbau in ihren Beziehungen zum Substrat bei siliciseden Krustenflechten. Diss. Stuttgart 1905. 44 S. — STEINER, J.: Verrucaria calciseda, Petractis exanthematica. Ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Krustenflechten. Progr. k. k. Staatsgymn. Klagenfurt 31, 1—51 (1881). — THOMAS, E. A.: Über die Biologie von Flechtenbildnern. Beitr. Kryptog.fl. Schweiz 9, 1—208 (1939). — TOBLER, F.: Zur Ernährungsphysiologie der Flechten. Ber. dtsh. bot. Ges. 29, 3—12 (1911). — WAGNER, G.: Einführung in die Erd- und Landschaftsgeschichte, 2. Aufl. Öhringen 1950. 664 S. — ZSCHACKE, H.: Epigloeaceae, Verrucariaceae und Dermatocarpaceae. RABENHORST. Kryptog.fl. 9, I. Abt., 1. Teil, Leipzig (1934). — ZUKAL, H.: Über das Vorkommen von Reservestoffbehältern bei Kalkflechten. Bot. Ztg 44, 761—770 (1886). — Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten. I. S.-B. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 104, 529—574 (1895a); II. 104, 1303—1395 (1895b); III. 105, 197—264 (1896).

Studienrat Dr. H. W. DOPPELBAUR,
Günzburg a. d. Donau, Schützenstr. 5

Lebenslauf

Am 8. September 1927 bin ich, HANS WALTER DOPPELBAUR, als einziges Kind des Drehers HANS WILHELM DOPPELBAUR und seiner Ehefrau CHARLOTTE, geb. SEITZ, zu Augsburg geboren. Dort besuchte ich ab 1934 die Volksschule und von 1939 an die Oberrealschule, an der ich, nach einer durch Kriegsdienst und Gefangenschaft bedingten Pause von Januar 1945 bis April 1946, im Jahre 1948 die Reifeprüfung ablegte.

Vom Wintersemester 1948/49 bis zum Wintersemester 1952/53 studierte ich bei der Naturwissenschaftlichen Fakultät an der Universität München und legte 1953 das wissenschaftliche, 1955 das pädagogische Staatsexamen für das Lehramt in Biologie, Chemie und Erdkunde ab. Seither bin ich als hauptamtliche Lehrkraft im Staatsdienst beschäftigt.

Im Verlauf des Studiums besuchte ich Vorlesungen und Praktika bei folgenden Professoren und Dozenten: In Botanik: BUKATSCH, GESSNER, MÄGDEFRAU, MARKGRAF, RENNER und SÜSSENGUTH. In Zoologie: BEUTLER, BUCHNER, v. FRISCH, JACOBS, KAHMANN, KOCH und KRIEG. In Chemie: LYNEN, SCHMEISSER, E. SCHMIDT, WIBERG und WILLE.

Vom Winter 1952/53 an arbeitete ich unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. O. RENNER an meiner Dissertation.

